This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

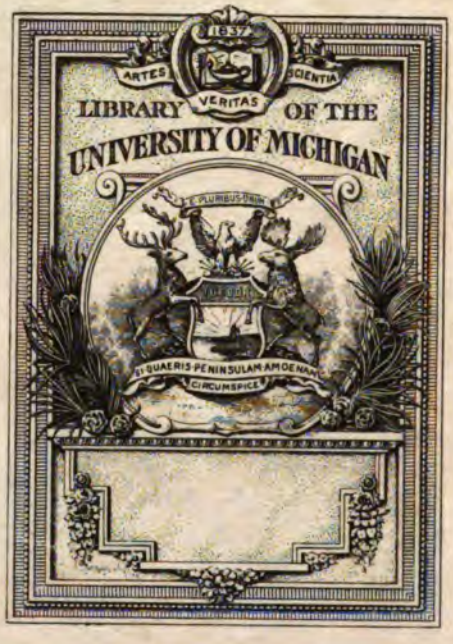
About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

BUHR B

a39015 00009286 9b

Digitized by Google



Digitized by Google

SCIENCE LIBRARY
QK
898
.C3
M61

Digitized by Google

Digitized by Google

Untersuchungen

über die Stärkekörner.

Digitized by Google

Digitized by Google

Untersuchungen über die Stärkekörner.

Wesen und Lebensgeschichte der Stärkekörner der höheren Pflanzen.

Von

Dr. Arthur Meyer,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Marburg.

Mit 9 Tafeln und 99 in den Text gedruckten Abbildungen.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1895.

Digitized by Google

Digitized by Google

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Das Stärkekorn und die Diastase in chemischer Beziehung . . 1

A. Die Substanzen, welche die Stärkekörner zusammensetzen, und die, welche aus ihnen bei der Inversion durch Diastase entstehen 1

Die Amylose 1
Einleitung 1
Die α-Amylose 2
Die Stärkecellulose Nägelis, die Farinose Mohls 2
Meine mikrochemische Untersuchung der Stärkekornskelette 3
Darstellung der α-Amylose mittels Malzauszuges 4
Darstellung der α-Amylose mittels verdünnter Säuren 7
Spezifisches Drehungsvermögen der α-Amyloselösung 11
Inversion der α-Amylose 12
Ueber die Natur der α-Amylose 13
Die β-Amylose 14
Amyloselösung bei 138° dargestellt 14
Glycerin löst Amylose nicht 15
Amylosige Wasserlösung und die Mischung der Tröpfchen dieser Lösung mit Wasser, die sogenannte Stärkelösung 15
Bildung von Lösungen aus Amylose und Salzlösungen 19
Verquellung der Stärkekörner in Natronlauge 21
Kurze Zusammenstellung der Eigenschaften der β-Amylose . . . 21
Amylose und Jod 23

Das Amylodextrin 27
Historisches über das Amylodextrin 27
Darstellung des Amylodextrins 29
Eigenschaften des Amylodextrins 32
Löslichkeit 32
Wirkung der wässerigen Lösung auf das polarisierte Licht 33
Verhalten gegen Fehlings Lösung 33
Molekulargewichtsbestimmung 34
Jod und Amylodextrin 35
Bleiessig, Tanninlösung, Barytwasser und Amylodextrin 37
Amylodextrin und Malzauszug 39

Digitized by Google

Seite

Das Dextrin 39

Historisches 39
Darstellung des Dextrins aus Stärke mittels Säure 42
Spezifische Drehung des Dextrins 42
Molekulargewichtsbestimmung 44
Andere Eigenschaften des Dextrins 44
Darstellung des Dextrins nach Lintner und Düll 45
Das Osazon des Dextrins 46
Dextrin und Malzauszug 48
Dextrin und Hefe 48

Die Isomaltose 49

Die Isomaltose von Fischer 49
Lintners Isomaltose 51
Eigenschaften der Isomaltose 52
Osazon der Isomaltose 52
Hefe und Isomaltose 53
Isomaltose und Malzauszug 53

Maltose 54

Historisches 54
Darstellung der Maltose 54
Eigenschaften der Maltose 54
Phenylmaltosazon 55
Oxydation der Maltose 56
Maltose und verdünnte Säuren 56
Maltose und Hefe 57
Maltose und Malzauszug 57

B. Ueber die Diastase des Gerstenmalzes 59

Historisches 59
Darstellung der Diastase 59
Reaktion der Diastase Lintners 60
Malzauszug 61
Messung der Fermentwirkung einer Diastaselösung 63
Beeinflussung der Diastasewirkung durch Kräfte und Stoffe 65

C. Die Spaltung der β-Amylose durch Diastase 72

D. Makrochemie und Mikrochemie der Stärkekörner . . . 75

Ueber die Reindarstellung der Stärkekörner und über einige wichtige Stärkesorten des Handels 75

Ueber die chemische Zusammensetzung der normalen, sich mit Jod blau färbenden Stärkekörner und der anomalen, sich mit Jod rot färbenden Stärkekörner, soweit sie durch makrochemische Untersuchungen festgestellt worden ist 79

Die Mikrochemie der Stärkekörner 82

Mikrochemisch verwendbare Reaktionen der die Stärkekörner aufbauenden Körper 82
Das mikrochemische Verhalten der anhydridreichen Arowrootstärkekörner 84

Digitized by Google

Seite

Die normalen Stärkekörner des Endosperms von Sorghum vulgare . 85
Die Stärkekörner aus dem Endosperm von Sorghum vulgare glutinosum und aus dem Endosperm des Klebreises 86
Ueber die Veränderung, welche ganze Stärkekörner durch Behandlung mit Salzsäure und Schwefelsäure, bei Temperaturen unter 20° erleiden 87
Einwirkung von Speichel auf intakte Stärkekörner 93
Einwirkung der Diastase auf intakte Stärkekörner 96

II. Das Stärkekorn in physikalischer Beziehung 100

E. Die Sphärokrystalle, speziell die der Kohlehydrate . . 100

Entstehung des Namens und des Begriffes Sphärokrystall 100
Vorkommen der Sphärokrystalle in lebenden Pflanzen. 101
Züchtung der Sphärokrystalle 102
Uebergänge zwischen anscheinend strukturlosen Sphärokrystallen und kugeligen Krystallgruppen 103
Amylodextrinscheiben 103
Aufbau der Sphärokrystalle aus Trichitenbüscheln 105
Anschauung Lehmanns über die Verzweigung der Trichiten 106
Konzentrische Schichtung der Sphärokrystalle 107
Porosität der Sphärokrystalle 108
Leichte Trennbarkeit in der Richtung der Radien 108
Optische Eigenschaften der Sphärokrystalle 109
Optische Eigenschaften der Amylodextrinsphärokrystalle 110
Reaktionsfähigkeit der Sphärokrystalle 111
Wachstumsvorgänge 111
Ursachen der Trichitenbildung 111
Wachstum der Sphärokrystalle 113
Verwachsung zweier Sphärokrystalle 114
Entstehung der Schichtung 114
Gleichsinnigkeit der Schichtungen 115

F. Die Stärkekörner sind Sphärokrystalle der Amylose und des Amylodextrins. 116

Die Stärkekörner sind porös wie Sphärokrystalle, deren Einzeltrichite nicht mehr erkennbar sind . 116
Eindringen des Glycerins in Stärkekörner 116
Eindringen von Alkohol 118
Wassergehalt der Stärkekörner 118
Das Schrumpfen beim Eintrocknen und das Erhaltenbleiben von Poren nach dem vollkommnen Austrocknen 119
Aufnahme von Farbstoff in die Poren 119
Färben durch Berlinerblau 120
Die Stärkekörner besitzen radialtrichitischen Bau. . 121
Direkt sichtbare Struktur 121
Hervortreten der trichitischen Struktur bei Quellung und Lösung . 121
Sichtbarmachung der Linien leichtester Spaltbarkeit 122
Bruch kugelförmiger Stärkekörner 123
Die Stärkekörner verhalten sich in optischer Beziehung wie die Sphärokrystalle des Amylodextrins . 123

Digitized by Google

Seite

Die Stärkekörner sind wie Sphärokrystalle des Amylodextrins, welche nicht unter gleichförmigen Verhältnissen wuchsen, geschichtet 124
Die Ursache des Hervortretens der Schichten 124
Verschiedenheit der Substanz der Schichten 125
Lockerer und dichterer Bau der Schichten 126
Verhalten der Schichten beim Trocknen der Stärkekörner und beim Durchtränken mit verschiedenen Flüssigkeiten 127
Verstärkung der Schichten durch Lösung etc. 128

G. Die Lösungsquellung der Stärkekörner 129
Hypothese über die Lösungsquellung 129

Nägelis Anschauung 130
Quellungserscheinungen, welche die kugelförmigen Stärkekörner von Sorghum und Zea bei Behandlung mit Calciumnitratlösung oder heissem Wasser zeigen 131
Quellung der flachen, exzentrisch geschichteten Stärkekörner des Rhizomes von Canna indica 132
Quellung der Kartoffelstärke in heissem Wasser 133
Unterschiede in der Quellung verschiedener Stärkearten und deren Gründe 134
Quellung der Weizenstärkekörner 135
Kleister 135

H. Geschichte und Kritik der bisher ausgesprochenen Anschauungen über die Struktur und das Wachstum der Stärkekörner 136

Die Anschauungen, welche vor dem Erscheinen von Nägelis grossem Werke bestanden 136
Nägelis Theorie vom Intussusceptionswachstum der Stärkekörner . . 138
Die vermeintlichen Thatsachen, welche Nägeli veranlassten, das Appositionswachstum der Stärkekörner für unmöglich zu erklären, und durch welche er sich gezwungen fühlte, die Theorie des Intussusceptionswachstums der Stärkekörner zu erfinden . . . 138
Die als Intussusceptionstheorie bezeichnete, von Nägeli erdachte Wachstumsgeschichte des Stärkekornes 139
Das Micell 140
Das anfängliche Appositionswachstum des Stärkekornes 140
Die Entstehung von Stärkesubstanz aus Muttersubstanz (Dextrin oder Glykose) innerhalb der Stärkekörner, durch Näherung der Moleküle oder Fernwirkung der Chromatophoren, und das Wachstum der Micellen 140
Die Entstehung der Schichten 142
Die Entwickelung der diarchen und polyarchen Stärkekörner . . . 144
Die Arbeiten Schimpers 146
Die Notiz Famintzins über die Sphärokrystallnatur der Stärkekörner 147
Nägelis Kritik der Arbeiten Schimpers 148
Meine Arbeiten über das Stärkekorn 149
Hansens, Krabbes und Wortmanns Arbeiten 151
Prüfung der Grundlagen der Insussusceptionstheorie Nägelis . . . 152
Bütschlis Hypothese von der Wabenstruktur des Stärkekornes . . 156

Digitized by Google

Seite

III. Die Biologie der Stärkekörner 158

J. Ausschliessliches Vorkommen der Stärkekörner in den Chromatophoren 159

Die Stärkekörner können in jeder Art von Chromatophoren wachsen 160
Wo ein Stärkekorn in der Zelle der Angiospermen entsteht, wächst es von seinem ersten Anfang an bis zur definitiven Lösung in einem Chromatophor 161
Bedeutung des gewonnenen Satzes für die Anschauung vom Wachstum der Stärkekörner 161

K. Die völlige und konstante Umhüllung eines jeden Stärkekornes durch die Substanz seines Chromatophors 162

Die Schwierigkeit der Nachweisung der Chromatophorenhülle . . . 162
Direkte Beobachtung der Chromatophorenhülle 162
Herauslösen der Stärkekörner durch Schwefelsäure 162
Färbung der Chromatophorenhülle 165
Bedeutung des Satzes für die Vorstellung über das Wachstum der Stärkekörner 167

L. Struktur und wahrscheinliche Funktion der verschiedenen morphologischen Bestandteile der Chloroplasten 168

Bestandteile der Chloroplasten 168
Das Stroma ist farblos 168
Die Albigrana und die Grana 168
Funktion der Grana 168
Funktion des Stroma 169
Dehnekes Versuch 169
Funktionswechsel des Stroma 170

M. Konsistenz und Gestalt der Chromatophoren und deren Wechsel, soweit diese für die Ausformung der Stärkekörner in Betracht kommen 172

Kugelförmige, flach gedrückte, spindelförmige Chromatophoren . . . 172
Aeussere Einflüsse, welche die Form der Chromatophoren bestimmen 173
Proteïnstoffkrystalloide verändern die Form der Chromatophoren . . 173
Farbstoffkrystalle verändern die Form der Chromatophoren 173
Veränderung der Form der Chromatophoren durch die Stärkekörner 174
Ein Stärkekorn wächst in einem Chromatophor 174
Gleichmässiges Heranwachsen von Chromatophor und Stärkekorn . . 174
Ausbreitungsbestreben des Chromatophors 174
Entstehung exzentrischer Stärkekörner infolge des geringen Ausbreitungsbestrebens der Chromatophoren 175
Der Druck des zähflüssigen Wandbeleges wirkt abflachend auf Chromatophor und Stärkekorn 175
Der Druck bewirkt eine Anhäufung der Chromatophorensubstanz an 2 Stellen des Stärkekornes 176
Ungleiche Verteilung der Chromatophorensubstanz an Stärkekörnern 176
Mehrere Stärkekörner wachsen in einem Chromatophor 179
2 Stärkekörner wachsen in einem Chromatophor 179
Zahlreiche Stärkekörner wachsen in einem Chromatophor 181

Digitized by Google

Seite

Veränderung der Gestalt der Chromatophoren bei Eintreten einer energischen Lösung der Stärkekörner 181
Angebliches Zusammenschmelzen von Chromatophoren 182

N. Abhängigkeit der Form und der Schichtung des in einem Chromatophor wachsenden Stärkekornes von der Gestalt des Chromatophors 182

Proportionalität zwischen Dicke der Chromatophorenschicht und Schichtenzuwachs des Stärkekornes 183
Aehnlichkeit zwischen der Gestalt des Chromatophors und der Gestalt des Stärkekornes 184
Abgeleitete Sätze 185

O. Die wichtigsten Gestalten der Stärkekörner, ihre Entwickelungsgeschichte und ihre Benennung 187

Nägelis Nomenklatur 187
Neue Nomenklatur 189
Allgemeines über monotone und polytone Stärkekörner 189
Monarche solitäre zentrische Stärkekörner 193
Monarche solitäre exzentrische Stärkekörner 199
Monarche oligoadelphische Stärkekörner 202
Monarche polyadelphische Stärkekörner 203
Komplexe (di- bis polyarche) Stärkekörner 205

P. Die Entstehung der Risse, Spalten und Kanäle der Stärkekörner der lebenden Zelle 206

Definition der Begriffe Risse, Spalten, Kanäle und Berührungsspalten 206
Risse und Berührungsspalten in den Stärkekörnern der nicht austrocknenden Zellen 206
Die Risse in den Stärkekörnern von Cyrtodeira 208
Ursachen der Rissbildung 209
Die Berührungsspalten 211
Spalten und Kanäle 211

Q. Wird die Lösung der Stärkekörner in den Chromatophoren überall durch ein Ferment bewirkt, welches der in dem Endosperm der keimenden Gerste vorhandenen Diastase gleich oder ähnlich ist? 212

Kritische Besprechung der zur Entscheidung dieser Frage angestellten Versuche 212
Die Sätze, welche sich aus den vorliegenden Thatsachen ableiten lassen 214

R. Die Lösung der Stärkekörner in den Zellen 228

Allgemeines über die Lösung, den Sitz der Diastase und das Eintreten der Diastase in das Stärkekorn 228
Lösung der riss- und spaltenfreien monotonen, exzentrischen Stärkekörner 231
Rinnenbildung 233
Stromawirkung 233

Digitized by Google

Seite
Innere Lösung 234
Es entsteht keine schwach lichtbrechende Randschicht bei der Lösung der Stärkekörner 235
Lösung der mit Berührungspalten versehenen di- bis polyarchen Stärkekörner 235
Die Lösung der mit radialen Rissen versehenen Stärkekörner 237
Die Kanalbildung und die Kanallösung 238
Herauslösen relativ lockerer Schichten 240
Die Bedeutung der Diskontinuitäten für die Biologie der Pflanze 241

S. Die Entstehung der Schichtung der Stärkekörner . . . 242

Allgemeine Gründe der Schichtenbildung 242
Tagesschichten bei Pellioniastärkekörnern 242
Uebereinstimmung zwischen Schichtung und Biologie der Stärkekörner bei Adoxa 243
Die Entstehung relativ dichter und relativ lockerer Schichten am Stärkekorne 243
Lösungsschichten 244
Die Gründe des lockeren Baues der zentralen Partieen vieler Stärkekörner 244
Abhängigkeit der Schichtung von der Form des Chromatophors, der Anlagerung und der Lösung der Stärkesubstanz; geschlossene und offene Schichten; Einschlüsse 246

IV. Biologische Monographieen 249

T. Monographie der Stärkekörner der Speichersprosse von Adoxa moschatellina 249

a) Die normale Biologie von Adoxa 249
b) Die normale Biologie der Stärkekörner 251
α) Die Entwickelung grob geschichteter primärer Stärkekörner . . 251
β) Die Lösung der grob geschichteten primären Stärkekörner und die Bildung zart geschichteter primärer Körner 257
γ) Die Bildung sekundärer Stärkekörner in stärkefreien Chromatophoren 258
δ) Die Bildung sekundärer Stärkekörner in Chromatophoren, welche noch Reste primärer Stärkekörner enthalten 262
ε) Lösung der sekundären und Entstehung tertiärer Stärkekörner . 264
c) Versuche mit Adoxa 267

U. Monographie der Stärkekörner des Endosperms von Hordeum distichum 271

a) Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner 272
b) Auflösung der Stärkekörner 274

V. Monographie der Stärkekörner von Dieffenbachia Seguina 277

a) Die Stärkekörner in den verschieden alten Internodien einer Pflanze von Dieffenbachia 277

Digitized by Google

Seite

b) Die Lage der Stärkekörner im Protoplasten 281
c) Die Lösung der Stärkekörner 283
α) Lösung in der Zelle 283
β) Auflösung in Ptyalinlösung 285
γ) Auflösung in Speichel 287
δ) Auflösung in Malzauszug 287

W. Monographie der Stärkekörner von Pellionia Daveauana 288

a) Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner und Rissbildung 288
b) Lösung der Stärkekörner 292
c) Stecklingsversuche über Entstehung von Tagesschichten 293

X. Monographie der Stärkekörner von Hyacinthus orientalis 294

a) Morphologie des vegetativen Sprosssystems der Hyacinthe 295
b) Lebensgeschichte der Stärkekörner einer Laubblattbase 295
c) Die Berührungsspalten und Risse 298
d) Die Chromatophoren 300

Y. Die Stärkekörner der Stärke speichernden Chloroplasten von Oxalis Ortgiesi 300

Z. Die Stärkekörner der Achse von Cyrtodeira cupreata . 303

V. Die Stärkekörner als Bestandteile des lebenden Protoplasten . 305

Digitized by Google

Einleitung und Vorwort.

Die Erklärung derjenigen Vorgänge, welche wir als Leben bezeichnen, kann nur durch Erforschung des Baues der Einzelzellen und der Bewegungsvorgänge erreicht werden, welche in diesen Stoffsystemen ablaufen. Aber jeder Versuch, in die Rätsel dieser komplizierten Maschinen und ihrer Arbeit einzudringen, stösst auf Hemmnisse und Schranken, die vorzüglich durch das Unzureichende der Grundlage geschaffen werden, welche uns die heutige Physik und Chemie für die Untersuchung derartiger komplizierter physiologischer Fragen bietet. Der Pflanzenphysiolog kann hauptsächlich aus diesem Grunde nur relativ einfache physiologische Aufgaben mit Aussicht auf Erfolg in Angriff nehmen. Trotzdem die in diesem Buche behandelten Fragen nach Bau und Lebensgeschichte der Stärkekörner der höheren Pflanzen zu den einfacheren pflanzenphysiologischen Problemen gehören, sind doch die zu ihrer Erklärung nötigen chemischen und physikalischen Thatsachen sehr zahlreich. Da eine biologische Erscheinung erklären heisst, sie in Einklang bringen mit physikalischen und chemischen Thatsachen und anerkannten Theorieen, so müssen diese letzteren selbst dem Leser möglichst vollständig bekannt sein oder vorliegen; einige derselben mussten deshalb, weil über sie in der Litteratur wenig zu finden ist, oder weil das, was bekannt war, nicht genügend geklärt erschien, in besonderen Kapiteln dieses Buches behandelt werden.

Zu den Kapiteln, welche in erster Linie zur Beleuchtung der chemischen und physikalischen Grundlagen der Erklärung dienen sollen, gehören die Ka-

Digitized by Google

pitel A, B und C über die Substanzen, welche die Stärkekörner zusammensetzen, und über die Diastase, ferner das Kapitel E über die Sphärokrystalle, und von den botanischen die Kapitel J, K, L, M über die Chromatophoren, sowie das Kapitel Q über die Beziehung der Diastase zur Lösung der Stärkekörner in den lebenden Zellen. Der Inhalt dieser Kapitel enthält die zum wirklichen Verständnis des Wesens und der Lebensgeschichte der Stärkekörner nötigen Grundlagen; nur in wenigen Punkten bin ich über das, was zur Erklärung erforderlich ist, im Interesse der Abrundung der Kapitel, ein wenig hinausgegangen.

Die meisten der übrigen Kapitel beschäftigen sich dann also direkter mit den Stärkekörnern. So ist im Kapitel D, besonders auf Grundlage der in den Kapiteln A und C mitgeteilten Thatsachen, auseinandergesetzt worden, aus welchen Stoffen die Stärkekörner aufgebaut sind. Im Kapitel F wurde mit Bezug auf Kapitel E nachgewiesen, dass die Stärkekörner als Sphärokrystalle der im Kapitel D angeführten Substanzen aufgefasst werden müssen, und dass sie sich nur durch die Quellbarkeit vor den Sphärokrystallen anderer Kohlehydrate auszeichnen; dazu ist im Kapitel G die Quellbarkeit der Stärkekörner erklärt worden.

Abschnitt III, welcher mit dem Kapitel J beginnt, schildert die Beziehungen, in welchen diese Sphärokrystalle, die Stärkekörner, während ihres Lebens zu den anderen Zellbestandteilen stehen. Im Kapitel N und S wird gezeigt, wie Form und Schichtung der Stärkekörner von dem Protoplasten bestimmt werden, während im Kapitel P und R Lösungserscheinungen und Rissbildung mit Beziehung auf die Sphärokrystallstruktur und den Einfluss des lebenden Protoplasten behandelt werden.

Während ich in den Abschnitt I, II und III meine Anschauungen über das Wesen und Leben der Stärkekörner darlege und dieselben möglichst exakt zu beweisen versuche, beschreibe ich im Abschnitte IV die Lebensgeschichte bestimmter Stärkekörner mit Rücksicht auf diese Anschauungen. Beim Studium dieses letzten Abschnittes wird dem Leser manches einleuchten, was ihm nach dem Durchlesen der drei ersten Abschnitte des Buches noch unklar oder unbewiesen erschien. Die Monographieen des Abschnittes IV enthalten also nicht nur zahlreiche Thatsachen, welche schon für die allgemeinen Betrachtungen und Schlüsse der früheren Kapitel Verwendung fanden, sondern sie bilden auch

Digitized by Google

selbst den Schlussstein der Beweisführung für viele der von mir vertretenen Anschauungen.

Eine besondere Stellung nimmt das Kapitel H ein, in welchem ich die älteren Theorieen über das Wesen der Stärkekörner kritisch beleuchtet habe, ebenso der Abschnitt V, welcher zur Erläuterung meiner Anschauung über die Bedeutung des Stärkekornes im Mechanismus der Zelle dienen soll.

Obgleich Theorieen nur beschränkte Dauer haben können, glaube ich doch, gestützt auf meine Jahre hindurch fortgesetzten Beobachtungen, dass die in diesem Buche dargelegten theoretischen Anschauungen über Struktur, Quellung, Schichtenbildung und Wachstum der Stärkekörner relativ lange Zeit Geltung behalten werden, auch wenn weitere sorgfältige Untersuchungen über die betreffenden Objekte angestellt werden sollten. Dabei sind mir die Lücken dieser Monographie wohl bekannt, und geht es ja aus meiner Darstellung im Texte des Buches genügend hervor, dass ich vorzüglich die chemischen Kapitel über die Amylosen und die Spaltung der Amylosen als höchst unvollständig betrachte. Immerhin wird nicht nur der Botaniker, sondern auch der physiologische Chemiker einigen Nutzen aus dem Studium dieser zusammenfassenden Kapitel ziehen können; findet man doch in sonst vortrefflichen Lehrbüchern der Chemie oft noch veraltete und oft sehr verdrehte Behauptungen über die Stärkekörner aufgestellt. Zur Illustration will ich nur einen Satz aus dem guten und empfehlenswerten Lehrbuche der physiologischen Chemie von NEUMEISTER (G. Fischer, 1893, S. 62) anführen: „Die Stärke bildet daselbst längliche oder runde Körner, welche mikroskopisch eine konzentrische Schichtung zeigen. Die Hülle dieser Körner wird als Stärkecellulose bezeichnet und ist in Wasser bei jeder Temperatur unlöslich. Der Inhalt der Stärkekörner dagegen, die sog. Granulose, geht beim Erhitzen mit Wasser unter Sprengung der Cellulosehüllen, wahrscheinlich durch eine Hydratbildung, in Lösung. Es entsteht so die lösliche Stärke oder das Amidulin."

Vorzüglich um das Verständnis der Abhandlung denen zu erleichtern, welche den botanischen oder den krystallographischen Gegenständen fremder gegenüberstehen, habe ich nicht mit den Abbildungen gespart. Bei der Ausführung der Zeichnungen für Text und Tafeln hat mich mein Assistent, Herr AUG. SCHLICKUM, in tüchtiger und dankenswerter Weise unterstützt, und der Herr Verleger hat in seiner bekannten entgegenkommenden Weise für eine

Digitized by Google

so vortreffliche Wiedergabe derselben Sorge getragen, dass ich auch ihm hiermit meinen besten Dank aussprechen möchte.

Hoffentlich ist es mir gelungen, die Aneinanderreihung von Thatsachen und Schlüssen, meinem Wunsche gemäss, so durchzuführen, dass in dem Leser des Buches ohne zu grosse Anstrengung ein ähnliches Bild von dem Wesen und Leben der Stärkekörner entsteht, wie es mir selbst vorschwebt. Ich halte es nicht für leicht, sich in dem Thatsachenmateriale zurecht zu finden, welches in so mannigfaltige Beziehung zu einander gebracht werden muss, und habe deshalb an den Anfang des Buches ein ausführliches Inhaltsverzeichnis gesetzt, welches für den Fall, dass der Leser hier und da genötigt sein sollte, auf früher Erörtertes zurückzugreifen, das Nachschlagen erleichtern soll.

Digitized by Google

I. Das Stärkekorn und die Diastase in chemischer Beziehung.

A. Die Substanzen, welche die Stärkekörner zusammensetzen und die, welche aus ihnen bei der Inversion durch Diastase entstehen.

Die Amylose.

Ueber die chemischen Individuen, welche die Stärkekörner zusammensetzen können, herrscht in der Litteratur eine solche Unklarheit, dass ich mich veranlasst sehen musste, meine chemischen Erfahrungen über diese Substanzen an den Anfang des Buches zu stellen. Es wäre mir ohne diese Auseinandersetzungen geradezu unmöglich gewesen, mich, soweit es die Chemie des Stärkekornes betrifft, verständlich zu machen; denn alle bisher zur Bezeichnung der Stärkeprodukte benutzten Namen sind für verschiedene Begriffe gebraucht worden. Von den Stoffen, welche in diesem Kapitel so weit besprochen worden sind, als es mir für den Zweck der Arbeit von Bedeutung zu sein schien, können in den Stärkekörnern die Amylose, das Amylodextrin und das Dextrin vorkommen; sie sind deshalb besonders eingehend behandelt worden. Die Besprechung der Maltose und Isomaltose wäre nicht so notwendig gewesen, da ich jedoch manche weniger bekannte Eigenschaften derselben im Laufe der Arbeit erwähnen musste, da ferner die Analogien, die sich zwischen ihnen und den übrigen für uns wichtigen, weniger bekannten Stoffen überall erkennen lassen, das Verständnis der Eigenschaften der letzteren wesentlich erleichtern, und ein Verständnis der Fermentlösung der Stärkekörner ohne Kenntnis der Spaltungsprodukte nicht vollkommen ist, habe ich schliesslich doch eine Besprechung dieser Spaltungsprodukte der Amylose geboten, dabei aber mich selbstverständlich bei Maltose auf das für uns Wichtigste beschränkt. Auf diese Weise wird es auch später, wenn die Chemie dieser Stoffe mehr geklärt ist, noch möglich sein, die rein botanischen Abschnitte zu verstehen und zu benutzen, da in diesem Abschnitte die Begriffe, welche ich mit den gebrauchten chemischen Namen verbinde, genau definiert sind.

Digitized by Google

Von vornherein will ich darauf aufmerksam machen, dass in den gewöhnlichen Stärkekörnern ausser Amylose und kleinen Mengen eines Spaltungsproduktes der Amylose, dem Amylodextrin, keine anderen Stoffe vorkommen. Die Amylose findet sich aber in zwei Modifikationen in den Stärkekörnern, einer bei 100° mit Wasser flüssig werdenden und einer, welche bei 100° mit Wasser nicht flüssig wird. Ich vermute, dass dieser Unterschied nur dadurch zustande kommt, dass die Amylose in wasserfreien, Wasser nur schwer lösenden und in wasserhaltigen, Wasser leicht lösenden Krystallen in den Stärkekörnern vorhanden ist. Auch Dextrose bildet ja ein Anhydrid $C^6H^{12}O^6$ und ein Hydrat $C^6H^{12}O^6 + H^2O$, ebenso die Maltose. Es lässt sich jedoch diese Vermutung nicht weiter prüfen; denn da das Molekulargewicht der Amylose wahrscheinlich ein sehr grosses (vorläufig nicht bestimmbares) ist, so ist nicht darauf zu rechnen, dass man durch Wägung den Krystallwassergehalt der Stärkekörner feststellen könne. Um für alle Fälle wenigstens einen brauchbaren Namen zu schaffen, nenne ich die leichtlösliche Modifikation der Amylose β-Amylose, die schwerlösliche α-Amylose. Sollten sich beide Stoffe schliesslich doch als chemisch verschieden herausstellen, so würde man für die leichtlösliche Substanz den Namen Amylose, ohne weitere Bezeichnung, beibehalten können.

Die Kenntnis der chemischen Substanzen, welche die Stärkekörner zusammensetzen, und der Spaltungsprodukte dieser Substanzen ist trotz der grossen Summe von Arbeit, welche zu deren Erwerbung angewendet wurde, noch äusserst mangelhaft, und auch meine Bemühungen konnten die Frage nur um einen kleinen Schritt vorwärtsbringen; ich hoffe jedoch, dass die gleichmässige Durcharbeitung, welche ich dem Gebiete zu teil werden liess, meinen Nachfolgern das weitere Fortschreiten erleichtern wird.

Die α-Amylose.

Wie es ein Dextroseanhydrid giebt, welches selbst beim Lösen in kaltem Wasser Krystallwasser nicht sofort aufnimmt, so scheint es also auch ein Amyloseanhydrid zu geben, welches selbst beim Kochen mit Wasser nur äusserst langsam in das Hydrat übergeht und teilweise die Veranlassung zur Aufstellung des Begriffes der sogenannten Stärkecellulose gewesen ist. In der That ist dieser Name „Stärkecellulose" für sehr verschiedene Dinge gebraucht worden. Es sind vorzüglich Gemische von Amylodextrin mit α-Amylose, von gelöster β-Amylose und α-Amylose, wie gelöster β-Amylose und stickstoffhaltigen und fettartigen Verunreinigungen, Amylodextrin in fast reinem Zustande, fettartige, proteïnstoffartige und aus Zellmembran bestehende Verunreinigungen der Handelsstärke allein, als Stärkecellulose bezeichnet worden.

Wie ich schon früher (I, S. 697) auseinandergesetzt habe, nahm NÄGELI zuerst im Jahre 1847 (I, S. 119) an, dass die äusserste Schicht der Stärkekörner aus Cellulose, d. h. der Substanz bestehe, aus welcher die meisten Zellmembranen aufgebaut sind. MOHL und SCHLEIDEN widerlegten diese Ansicht bald. Eine neue Thatsache, welche NÄGELI bei seinen weiteren Forschungen über die Stärkekörner entdeckte (III, S. 121), liess ihn abermals die Behauptung aufstellen, dass sich Cellulose am Aufbaue der Stärkekörner beteilige. Er fand, dass Speichel bei 40°—55° C Kartoffelstärkekörner in der Weise veränderte, dass

Digitized by Google

von den grösseren Körnern, nach längerer Einwirkung des Speichels, Skelette übrig blieben, welche nach seiner Meinung in ihren mikrochemischen Eigenschaften mit der Cellulose übereinstimmen sollten. Er zieht aus seiner Untersuchung 1858 den Schluss (III, S. 186), „dass die Substanz, welche nach Ausziehen des Amylum aus den Stärkekörnern (durch Speichel) übrig bleibt, wirklich Cellulose ist"; dass diese Substanz „vielleicht als die reinste Cellulose" zu betrachten sei. Die Substanz, welche ausser der „Cellulose" die Stärkekörner zusammensetzt, hat NÄGELI (III, S. 209) Granulose genannt, in der Meinung, dass diese Granulose das eigentliche „Amylum", die Stärkesubstanz, sei und nur deshalb neu zu benennen sei, damit man das Wort Amylum nicht für zwei verschiedene Dinge gebrauchen müsse. Im Jahre 1859 hat HUGO VON MOHL (II) die Speichelskelette genauer untersucht, eine Reihe von mikroskopischen Reaktionen derselben angegeben und durch dieselben zu zeigen versucht, dass der sie zusammensetzende Körper keine Cellulose sein könne. Vorzüglich sprachen ihm die Löslichkeit der Skelette in Kalilauge, Chlorzinkjodlösung, Salzsäure gegen die Cellulosenatur der Skelette. MOHL war überzeugt, dass die Skelettsubstanz als solche in den intakten Körnern vorkomme, und nannte dieselbe Farinose. Selbstverständlich hatten NÄGELI und MOHL in dem Streite, welchen sie über die Cellulosenatur der Skelette führten, deshalb keinen festen Boden unter den Füssen, weil der Begriff der Cellulose, welcher heute noch nicht vollständig geklärt ist, damals noch vollkommen unscharf war. NÄGELI erklärte übrigens in einer der sogleich zu besprechenden Abhandlungen ausdrücklich, dass er „Cellulose" im Sinne PAYENS nnd MOHLS nehme und darunter die Substanz aller Zellmembranen, mit Ausschluss der Flechtenschläuche, verstehe (IV, S. 396), benutzte jedoch zu den vergleichenden Versuchen Baumwolle.

Vorzüglich in zwei Mitteilungen vom Juni und November 1863 (IV und V) behandelte NÄGELI die Frage: „aus welchen chemischen Substanzen bestehen die Skelette", mit Rücksicht auf die von MOHL gemachten Einwände nochmals. Zu den Versuchen verwendet NÄGELI jedoch dabei keine Speichelskelette, sondern, veranlasst durch eine Mitteilung MELSENS (I, 1857), Skelette, welche er durch bis $^5/_4$-jährige Behandlung von Stärkekörnern mit verdünnter Schwefelsäure oder Salzsäure (IV, S. 341) erhalten hatte. Er gebraucht jetzt statt des Ausdruckes Cellulose und neben diesem oft den Namen Amylocellulose und mildert die Bestimmtheit seines Ausspruches, dass die Skelette aus Cellulose beständen. So sagt er S. 411: „Wir können bloss so viel mit Bestimmtheit sagen, dass, wenn es nur Eine Verbindung giebt (aus welcher alle Zellmembranen der Hauptsache nach bestehen), auch die Grundlage der Stärkekörner mit derselben identisch ist." In der späteren Abhandlung (V) sagt er sogar (S. 431): „Ich habe bis jetzt vorausgesetzt, dass die Granulose und Cellulose zwei verschiedene chemische Verbindungen seien. Dies ist nun allerdings nicht bewiesen, und es wäre möglich, dass sie, soweit es sich um die Stärkekörner handelt, nur die extremen Glieder einer durch physikalische Einflüsse bedingten ununterbrochenen Formenreihe der nämlichen chemischen Verbindung darstellen."

Bei diesen Untersuchungen findet NÄGELI keine Unterschiede zwischen den Speichelskeletten und den Säureskeletten, beide bestehen nach ihm aus einer und ein und derselben Substanz.

Ich habe dann 1886 (I) beide Skelette nochmals chemisch untersucht und

Digitized by Google

aus den mikrochemischen Reaktionen den Schluss gezogen, dass beide Skelette nicht aus einer ursprünglich in dem Stärkekorne enthaltenen Substanz, sondern nur aus einem Umwandlungsprodukte der Stärkesubstanz (Amylose), dem Amylodextrin, beständen.

Auch dieses Resultat der mikrochemischen Untersuchung war nicht völlig richtig; die Sache verhält sich vielmehr folgendermassen. Die Säureskelette bestehen zuerst je nach der Zeitdauer der Säureeinwirkung aus einem Gemisch von β-Amylose, α-Amylose und Amylodextrin, von α-Amylose und Amylodextrin oder zuletzt aus Amylodextrin allein. Dass das letztere schliesslich der Fall ist, wenn die Säureeinwirkung lange genug währt, geht aus den makrochemischen Versuchen von Brown und Heron (I, 1889) jetzt mit grosser Sicherheit hervor. Nach $8^1/_2$ Jahre langer Einwirkung von 12-proz. Salzsäure auf Kartoffelstärke waren 40 Proz. der Substanz gelöst; die Skelette bestanden nur aus Amylodextrin.

Zuletzt bestehen die Säureskelette also stets allein aus einem Spaltungsprodukte der Amylose, welches nicht in den intakten Körnern vorhanden war.

Anders ist es mit den Speichelskeletten. Dieselben bestehen, wenn das Amylosehydrat aus den Stärkekörnern herausgelöst ist, nur aus einem Gemenge von Amylodextrin und α-Amylose.

Der Ausdruck Amylocellulose scheint mir nicht mehr anwendbar, weil er schon von seinem Erfinder für zweierlei Körper gebraucht wurde, später aber, wie schon gesagt, noch für viele andere Stoffe Verwendung fand, die nur das Gemeinsame hatten, unlösliche Reste eines Stärkeinversionsprozesses zu sein. Den Namen Farinose könnte ich eher gebrauchen, thue es jedoch deshalb nicht, weil ich in dem Namen die nahen Beziehungen ausdrücken möchte, welche zwischen den „Stärkesubstanzen" bestehen. Ich nenne deshalb den Körper α-Amylose.

Diese α-Amylose ist von einigen Forschern schon makrochemisch in unreinem Zustande dargestellt und dann auch als Stärkecellulose bezeichnet worden. Ich gehe auf die Besprechung der besten Arbeiten auf diesem Gebiete zuerst ein und schliesse dann zugleich meine verbesserten Methoden zur Darstellung des Körpers an.

Darstellung der α-Amylose mittelst Malzauszuges.

Brown und Heron (III, S. 173) stellen eine sogenannte Stärkecellulose aus Kartoffelstärke in folgender Weise her: „Ein 5—6 g Stärke pro 100 ccm enthaltender Stärkekleister wird, wenn völlig kalt, mit ungefähr $^1/_{10}$ seines Volumens an frisch bereitetem Malzextrakt [100 g fein gemahlenes helles Malz mit 250 ccm destilliertem Wasser gemischt, 6—12 Stunden stehen gelassen, dann klar filtriert*)] behandelt. In etwa 4—8 Minuten wird die Mischung völlig klar und lässt sich dann leicht filtriren. Der auf dem Filter zurückbleibende flockige Körper (die Stärkecellulose) wird mit kaltem Wasser gewaschen."

Die Ausbeute an „Stärkecellulose", welche von Brown und Heron erhalten wurde, belief sich auf 2—5,5 Proz. Die Verschiedenheit der Ausbeute schieben

*) Bei unseren folgenden Versuchen wurde stets ein in gleicher Weise dargestellter Malzauszug angewandt.

Digitized by Google

die Autoren auf die verschiedenartige Behandlung, welche ihre Stärke bei der Reinigung erlitten hatte. Stärke, welche längere Zeit mit verdünnter Kalilauge behandelt worden war, soll danach weniger Stärkecellulose geben als solche, die kürzere Zeit behandelt wurde. Dass dieser Faktor nicht ohne Einfluss ist, ist ganz wahrscheinlich, doch giebt es, wie wir sehen werden, noch andere Umstände, welche die Ausbeute beeinflussen. Die Autoren bemerkten auch, dass sich die Stärkecellulose aus Stärkekleister, der nur 1—1,5 Proz. Stärke enthält, nach ihrer Methode nicht isolieren lässt.

Ferner finden sie, dass sich keine Stärkecellulose ausscheidet, wenn der Kartoffelstärkekleister bei mehr als 45° C mit Malzextrakt behandelt wird. Ist der Kleister sehr dickflüssig, und ist das Malzextrakt in ungenügender Quantität vorhanden, so findet auch bei 45° Ausscheidung statt.

Als ich die Methode der Cellulosedarstellung von Brown verwendete, erhielt ich viel grössere Differenzen in der Ausbeute, als sie die Autoren angeben. Ich erhielt aus derselben Kartoffelstärke bei verschiedenen Versuchen z. B. 0,7, 2,4, 3,6, 13 Proz. Ich glaubte zuerst, dass die Methode der Verquellung der Stärke von so grossem Einfluss sei, dass schon geringe Modifikationen der Kleisterherstellung auf die Ausbeute von Bedeutung seien, fand jedoch durch den folgenden Versuch und ähnliche, dass dieses nicht der Fall ist.

a) 5 g Kartoffelstärke, welche 4,2 wasserfreie Substanz enthielten, wurden mit 20 ccm Wasser von 35° C angerührt, dann mit 80 ccm siedenden Wassers übergossen. Nach dem Abkühlen auf 20° wurden 15 ccm Malzextrakt hinzugefügt. Nach drei Stunden wurde die Flüssigkeit, welche sich mit Jodjodkalium braun färbte, vom Rückstand abfiltriert. Der Rückstand betrug nach dem Trocknen 1,66 Proz.

b) Ganz gleiche Verhältnisse, nur wurde die Stärke mit 100 ccm Wasser in ein Kölbchen gethan und in diesem dadurch zur Verquellung gebracht, dass das Kölbchen in siedendem Wasser bis zum Verquellen der Stärke geschwenkt wurde. Nach dem Verquellen wurde das Kölbchen noch 2 Minuten im Wasserbade belassen. Die Ausbeute betrug so 1,59 Proz.

c) Die Stärke wurde in den Schneeschläger gegeben, und dieser in siedendem Wasser 10 Minuten erhitzt, während zugleich fortwährend geschlagen wurde. Die Ausbeute betrug jetzt 1,33 Proz.

Die Differenzen in der Ausbeute sind also völlig unerheblich. Zu bemerken ist, dass die Art der Verteilung der zähen Lösungströpfchen auf die Schnelligkeit des Filtrirens nicht ohne Einfluss ist. Die im Schneeschläger behandelte Stärkelösung liefert das am leichtesten filtrierbare Produkt. Auch verschwindet bei grösster Zerteilung der Tröpfchen die Blaufärbung der Lösung mit Jod am schnellsten.

Es stellte sich bei weiteren Versuchen heraus, dass ein anderes Moment von grösster Bedeutung für die Ausbeute an „Stärkecellulose" ist, nämlich die Zeitdauer des Stehenlassens der Stärkelösung, vor dem Zusatze des Fermentes, und die Temperatur, bis zu welcher die Stärkelösung dabei abgekühlt wurde. Folgender Versuch kann diese Thatsache illustrieren:

Dreimal je 5 g Kartoffelstärke (4,24 g wasserfreier Stärke) wurden mit 100 g Wasser verkleistert, dann noch 3 Stunden im siedenden Wasserbade, am Rückflusskühler erhitzt, dabei öfter stark geschüttelt.

Digitized by Google

α) Die erste Portion des Kleisters wurde 6 Stunden bei 15° stehen gelassen, dann 10 ccm Malzauszug zugegeben. Das Ganze wurde eine Nacht stehen gelassen, dann wurde der Rückstand auf dem Filter gesammelt. Ausbeute 13 Proz.

β) das Verfahren war wie bei α, nur wurde die Diastase sofort nach dem Abkühlen der Stärkelösung auf 15° zugesetzt. Ausbeute 2,3 Proz.

γ) Die Lösung wurde gefrieren gelassen, dann auf 20° erwärmt. mit 70 ccm Malzextrakt versetzt und eine Nacht hindurch stehen gelassen. Ausbeute 30 Proz.

Nach Brown sind die Eigenschaften seiner Stärkecellulose die folgenden: „Die Stärkecellulose ist sowohl in kaltem Wasser als in solchem von 70—80° unlöslich. Durch Kochen mit Wasser verwandelt sich die Stärkecellulose grösstentheils in lösliche Stärke (unsere amylosige Wasserlösung); diese Lösung hat alle optischen Eigenschaften jenes Körpers und zeigt durch Jod die charakteristische Indigofarbe. Bei wiederholtem Kochen mit Wasser bleibt schliesslich ein Körper zurück, welcher durch eine Fortsetzung des Verfahrens keine weitere Aenderung erleidet. Dieser Körper ist ungefähr gleich $^1/_5$ des ursprünglich behandelten Stoffes und ist leichtlöslich in Kalilauge, unter deren Einwirkung er sich, bei höherer Temperatur digeriert, langsam in lösliche Stärke verwandelt. Wurde etwas Stärkecellulose mit Kalilauge einige Minuten auf 60° erhitzt, so zeigte die Lösung, berechnet auf die angewandte, nicht auf die gelöste Menge der Stärkecellulose, die specifische Drehung $(\alpha)_j = 173{,}6°$."

Das Aussehen der nach Brown's Angaben hergestellten Stärkecellulose unter dem Mikroskope und die Reaktionen derselben belehrten mich bald, dass dieselbe grösstenteils aus zähflüssigen Tröpfchen von amylosiger Wasserlösung bestand. Diese sind es, welche den beim Kochen mit Wasser leicht in Lösung gehenden Bestandteil der „Stärkecellulose von Brown und Heron" bilden. In grosser Menge kann man diesen Bestandteil der Stärkecellulose erhalten, wenn man den nach Brown's Vorschrift hergestellten Kleister eine Nacht hindurch stehen lässt und erst dann, nachdem die Tröpfchen sich so etwas vergrössert haben, die Diastase zusetzt und wirken lässt. Die in grösseren Tröpfchen ausgeschiedene Stärkelösung wird nämlich von Diastase bei gewöhnlicher Temperatur nur langsam angegriffen, noch weniger, wie wir sahen, die durch Gefrierenlassen konzentrierte.

Ausser kleinen Mengen Bakterien, die sich stets einfinden, da die Flüssigkeit nur langsam filtriert, enthält aber die Stärkecellulose in der That noch einen durch kochendes Wasser nicht angreifbaren Körper.

Aus Kartoffelstärke lässt sich derselbe nur sehr unsicher darstellen; dagegen aus Arowroot, dessen Körner dichter sind, liess er sich leicht erhalten.

Um den unlöslichen Teil der Stärkecellulose von Brown, meine α-Amylose, darzustellen, verfährt man folgendermassen:

100 gr Stärke werden nach Brown's Vorschrift zu Stärkecellulose verarbeitet. Das Produkt wird gewaschen, dann mit 100 cm Wasser aufgeschwemmt und in einem Kolben im siedenden Wasserbade eine halbe Stunde lang erhitzt, unter öfterem Schütteln. Die Masse lässt man dann bis auf 25° erkalten und

Digitized by Google

fügt 15 ccm Malzextrakt zu. Wenn sich die Flüssigkeit mit Jod nicht mehr färbt, filtriert man ab, wäscht den Rückstand aus, bringt ihn in Reagenzgläser, die man mit Wattebausch schliesst und durch mehrmaliges, unterbrochenes Erhitzen auf 100° sterilisiert.

Diese so aus Arowroot dargestellte, nicht völlig reine α-Amylose ist, wenn sie in wenig Wasser aufgeschwemmt ist, eine schwach-gelbliche Masse, die eine etwas kleisterähnliche Konsistenz hat; im trocknen, pulverisierten Zustande sieht sie grau-gelblich aus.

Unter dem Mikroskope erscheint die Masse aus kleinen Häutchen verschiedenartigster und unregelmässigster Formen zusammengesetzt. Es macht den Eindruck, als seien es unverquollene Stücke der Schichten der Körner, welche sich ausgebreitet hätten. Im polarisierten Lichte erkennt man hier und da Häutchen, welche noch deutlich aufhellen. In kochendem Wasser löst sich die Masse nicht; die abfiltrierte Flüssigkeit färbt sich mit Jod jedoch meist schwach blau. Wird die Substanz im feuchten Zustande in einem geschlossenen Rohre auf 137° bis 140° erhitzt, so löst sie sich, bis auf einen kleinen, flockigen Rest. Dieser flockige Rest besteht teilweise aus Bakterien, teilweise aus Proteïnstoffen, welche durch den Malzauszug hineingerieten. Ich fand in Uebereinstimmung hiermit in der mit Malzextrakt hergestellten Stärkecellulose stets Stickstoff. Diese Lösung der Stärkecellulose färbt sich mit Jod intensiv blau, und es scheidet sich, wenn man die Lösung im Rohre stehen lässt, die Amylose bald in Tröpfchen ab, wie aus jeder Amyloselösung.

Die Substanz scheint mir auch jetzt noch nicht frei von β-Amylose zu sein. Es ist sehr leicht möglich, dass die Trichite der α-Amylose noch Trichite der β-Amylose einschliessen, welche der Lösung entgangen sind, vielleicht sogar noch Tropfen von Amylose. Es ist auch möglich, dass Mischtrichite beider Substanzen übrig bleiben. Die Reaktionen der Substanz sind deshalb alle etwas unbestimmter Natur.

In heisser Normalkalilauge löst sich die Substanz anscheinend bis auf einen, aus fettähnlichen Tröpfchen bestehenden Rückstand. Die Lösung färbt sich nach dem Ansäuern mit Jod rein blau.

Salzsäure von 25 Proz. löst anscheinend bei 20° die Substanz langsam (30 Minuten) auf; die Flüssigkeit färbt sich mit Jodjodkalium blau.

Konzentrierte Calciumnitratlösung verändert die Substanz nach einigen Tagen der Einwirkung so, dass sich die Oberfläche der Fetzen blau färbt. Wahrscheinlich rührt die Reaktion vom Vorhandensein von β-Amylose her.

Mit sehr verdünnter Jodlösung färbt sich die Substanz rötlich, erst bei längerem Stehen mit konzentrierter Jodjodkaliumlösung tritt schwache Blaufärbung ein.

Darstellung der α-Amylose mittelst verdünnter Säuren.

1862 zeigte Professor Schulze (Draggendorff, I, S. 214), dass man eine eigentümliche Substanz aus intakten Stärkekörnern erhalten kann, wenn man 1 Teil Stärke mit etwa 36—40 Teilen einer konzentrierten Kochsalzlösung, welcher 1 Proz. wasserfreie Salzsäure zugesetzt worden ist, bei 60° C digeriert,

Digitized by Google

bis die Substanz sich mit Jod nicht mehr blau färbt, was je nach der Stärkeart nach 2—4 Tagen erreicht ist.

Er fand, dass die Rotfärbung zuerst beim Arowroot, nach etwas längerer Zeit bei der Weizenstärke, zuletzt bei der Kartoffelstärke eintrat und erhielt aus Kartoffelstärke 5,7 Proz., aus Arowroot 3,1 Proz., aus Weizenstärke 2,3 Proz. Stärkecellulose.

Die Eigenschaften, welche SCHULZE von dieser Substanz beschreiben lässt, sind die folgenden:

„Mit verdünntem Alkohol übergossen, hält sich dieser Stoff unverändert, eingetrocknet hat er das Ansehen von getrocknetem Kleister, längere Zeit mit Wasser oder verdünnten Säuren in Berührung, verwandelt er sich in eine Jod blaufärbende Substanz; in kochendem Wasser quillt er sehr stark auf; beim Erhitzen für sich schmilzt er vor dem Verkohlen; verdünnte Chlorzinklösung wandelt ihn ebenfalls in die Jod bläuende Modifikation um. Das Aussehen gleicht, wie schon MOHL mitteilt, völlig dem der unveränderten Stärkekörner, mit dem Unterschiede, dass die einzelnen Schichten sich deutlich markieren, dagegen aber die strahlige Textur der letzteren aufhört."

Ausgehend von der Idee, dass es bei der Gewinnung der Stärkecellulose von SCHULZE nur darauf ankomme, eine völlige Verquellung der Stärkekörner zu vermeiden und die Verhältnisse so zu regeln, dass die β-Amylose schneller gelöst werde als die α-Amylose, vereinfachte ich die Methode durch Weglassen des Kochsalzes und gab ihr eine Form, welche die Gewinnung der Substanz in kürzerer Zeit gestattete. Bei diesen Versuchen hat mich mein damaliger Assistent, Herr TRACHMANN, in dankenswerter Weise unterstützt. Ich verfuhr dabei in folgender Weise:

Vorschrift zur Darstellung des Amyloseanhydrides. Eine 500 g trockener Stärkekörner entsprechende Menge lufttrockener, sorgfältigst gereinigter oder selbst rein hergestellter Stärke wurde mit 3000 g Salzsäure, von einem Gehalte von 1,56 Proz. wasserfreier Salzsäure, 15 Stunden lang stehen gelassen. Hierauf wurde der die Masse enthaltende Kolben in ein genau auf 80° C erhitztes Wasserbad gebracht, mit einem Rückflusskühler versehen und so lange genau auf 80° C erhalten, bis eine herausgenommene Probe sich nicht mehr mit Spuren von Jod blau färbte, bis vielmehr mit Jod nur noch reine Rotfärbung oder Braunfärbung eintrat. Dabei musste anfangs fortwährnd umgeschüttelt werden, damit gleichmässige Verkleisterung eintrat und Klumpenbildung vermieden wurde. Die noch heisse Masse wurde dann in etwa 10 l Wasser gegossen und absetzen gelassen. Die überstehende saure Flüssigkeit wurde vom Niederschlage abgezogen und letzterer so lange mit grossen Mengen destillierten Wassers in gleicher Weise behandelt, bis eine Probe des abfiltrierten Niederschlages, auf blaues Lackmuspapier gelegt, letzteres nicht mehr veränderte. Die deutlich saure Reaktion des Waschwassers hört viel früher auf, da die Säure von der porösen festen Substanz sehr energisch festgehalten wird. Bis zu dem besprochenen Punkte ausgewaschene α-Amylose enthält immer noch Säure; denn wenn man die Masse mit verdünntem Alkohol längere Zeit stehen lässt, so reagiert die Masse wieder sauer, da die Säure durch Diffusion aus den Poren langsam auswandert. Ueber die Entfernung der letzten Spuren der Säure siehe weiter unten. Nach dem Auswaschen wurde die feste Substanz auf einem

Digitized by Google

Filter gesammelt, schliesslich in eine Flasche gebracht und in feuchtem Zustande mit dem gleichen Volumen Alkohol übergossen. Vor deren Gebrauche wurde der Alkohol durch Auswaschen mit Wasser entfernt.

Bei der Darstellung der Stärkecellulose, nach dieser Vorschrift, aus verschiedenen Stärkesorten zeigte es sich, dass von Arowroot, Weizenstärke, Kartoffelstärke, Reisstärke und Maisstärke bei letzterer die längste Zeit bis zum Eintritt der Rotfärbung verfloss, und zwar waren ungefähr 10 Stunden Erwärmung auf 80° nötig, bis bei dieser Stärke Rotfärbung eintrat; bei Arowroot und Kartoffelstärke konnte reine Rotfärbung mit Jod schon nach $2^1/_2$ Stunden! beobachtet werden. Wurden die genannten Stärken 10 Stunden lang in der beschriebenen Weise mit verdünnter Säure behandelt, so hinterliessen sie verschiedene Mengen von Rückständen. Einige Versuche ergaben, dass Kartoffelstärke etwa 0,6 Proz., Reisstärke 0,9 Proz., Maisstärke 1 Proz., Weizenstärke 1,5 Proz., Arowroot 2,5 Proz. und rote Reisstärke 0,07 Proz. Rückstand hinterliessen. Diese Rückstände wurden nach einmaligem Dekantieren auf das Filter gebracht und dort gewaschen, da beim Auswaschen durch Dekantieren die leichteren Partikel der Niederschläge weggeschwemmt werden. Die Niederschläge setzen sich verschieden schwer ab, was nicht nur eine Folge verschiedener Reinheit ist, sondern hauptsächlich in ihrer verschiedenen Struktur seinen Grund hat. Lässt man die Säure nur bis zum Eintritt der schwach und rein braunen Jodfärbung auf Arowroot einwirken, so ist die Menge des bleibenden Rückstandes eine grössere. Wir erhielten nach $2^1/_2$-stündiger Einwirkung 4,3 Proz. Rückstand. Noch bedeutender wird die Menge der Stärkecellulose, wenn man das Arowroot vorher einige Wochen mit den verdünnten Säuren, bei gewöhnlicher Temperatur stehen lässt, wie folgender Versuch zeigt. Eine 8 g trocknen Arowroots entsprechende Menge lufttrockenen Arowroots wurde mit 50 ccm Salzsäure von 1,56 Proz. HCl-Gehalte 8 Wochen beiseite gestellt, dann erst im Wasserbade so lange auf 80° C erhitzt, bis die Jodfärbung schwach und rein braun war. So betrug der Rückstand 7,2 Proz. Es entgeht also auf diese Weise eine grössere Menge der α-Amylose der Lösung und Inversion.

Mikroskopisches Aussehen der Stärkecellulosen: Arowroot-Cellulose.

Untersucht man den Rückstand, welchen Arowroot hinterlässt, sofort nach dem Aufquellen der Stärke, also einige Minuten nach dem Eintauchen in das Wasserbad, solange als sich die Flüssigkeit noch blau färbt, so findet man fast nur Skelette von Stärkekörnern, welche denen durch Speichel zu erhaltenden sehr ähnlich sehen, deren Schichten meist aber doch etwas radial gestrichelt erscheinen, so dass man erkennt, dass häufig doch Anfänge der Quellung eintraten. Die Stärkekörner besitzen noch ihre anfängliche Grösse und haben ihre Dichtigkeit kaum verändert. Häufig sind auch Körner, welche an einer Seite verquollen sind, an der anderen nicht, und welche frei gemachte, schalige Schichten zeigen.

Untersucht man die Masse, nachdem eben Rotfärbung eingetreten ist, also dann, wenn die Säure etwa 2,5 Stunden eingewirkt hat, so findet man die Körner noch ebenso gross, aber zu ganz transparenten, zarten Skeletten geworden. Die der Quellung entgangenen Körner und Körnerreste sind jetzt

Digitized by Google

auch innen angegriffen; es ist Substanz herausgelöst, so dass also jetzt die Masse jedes einzelnen Kornes bedeutend vermindert ist.

Lässt man die Säure 10 Stunden einwirken, so nimmt die Grösse der Skelette stark ab; die grössten besitzen ungefähr den halben Durchmesser der intakten Körner. Sie sind dabei kugelförmig oder walzenförmig, im Ganzen quer-isodiametrisch wie die Körner selbst. In manchen sind sehr deutliche Schichten zu erkennen, in anderen (Fig. V, Taf. VII) sind kaum Schichten zu sehen. Bemerkenswert ist es, dass viele Körner ein dichtes Centrum zeigen (Fig. W, Taf. VII). Viele der noch nach $2^1/_2$-stündigem Erwärmen vorhandenen Körner scheinen bei weiterer Lösung zerfallen zu sein, da man dichte Kerne, wie sie Fig. W besitzt, zahlreich isoliert findet und ausserdem körnige Massen, die auf zerfallene Schichten zurückzuführen sind.

Gegen polarisiertes Licht verhalten sich die Skelette wie die intakten Stärkekörner, nur zeigen sie, entsprechend der geringeren Menge der optisch wirksamen Substanz, die Erscheinung weniger leuchtend.

Kartoffelstärke-Rückstände.

In dem Rückstande der 10 Stunden lang mit Säure behandelten Kartoffelstärke finden sich nur äusserst wenige Skelette, fast alles besteht aus körnigen Fetzen oder häutigen Fetzen, welche denen nicht unähnlich sind, die wir bei der Brown'schen Stärkecellulose beschrieben haben. Häufig wirken die Reste deutlich doppelbrechend.

Maisstärke-Cellulose.

Zehn Stunden mit der Säure behandelte Maisstärke hinterlässt einen Rückstand, welcher grösstenteils aus körnigen Massen besteht, doch noch zahlreiche sehr zarte Skelette (*a*, Fig. Y, Taf. VII), welche etwa den 5. Teil der Grösse der intakten Körner besitzen, einschliesst. Grössere Skelette (Fig. Y, *b* u. *c*) sind seltener und zeichnen sich durch äusserste Zartheit aus. Die grösseren Körner sind so verschieden geformt und geschichtet, wie die intakten Maisstärkekörner, und verhalten sich gegen polarisiertes Licht ähnlich wie diese.

Eingehenderes über die aus Arowroot dargestellte α-Amylose.

Von allen Stärkesorten, die ich untersuchte, eignet sich für diese Methode der α-Amylosedarstellung das sorgfältigst in der im Kapitel über die Reindarstellung der Stärkekörner angegebenen Weise gereinigte Arowroot am besten. Einmal nimmt, wie wir sehen, das Eintreten der Rotfärbung beim Arowroot die kürzeste Zeit, nur 2,5 Stunden, in Anspruch, dann ist die Ausbeute am grössten, und schliesslich ist zu bemerken, dass die erhaltene Substanz auch am leichtesten durch Schlämmen mit Wasser rein zu erhalten ist. Selbstverständlich bleibt bei der Behandlung der Stärken mit der verdünnten Säure auch ein Teil der Verunreinigungen, vorzüglich der Proteïnstoffe der Stärkesorten in dem Rückstande. Die unreine Kartoffelstärke-α-Amylose enthielt z. B. 0,9 Proz. Stickstoff und der ganze direkt aufs Filter gebrachte Rückstand vom Arowroot 0,4 Proz. Die relativ feinen Rückstände der Kartoffelstärke, Maisstärke u. s. w. lassen sich nun viel schwieriger durch Schlämmen von den leichteren Verunreinigungen befreien als der relativ grobe, grosskörnige Rückstand des Arowroots, welcher sich noch dazu ziemlich leicht absetzt.

Digitized by Google

Ich benutzte also deshalb Arowroot zu Darstellung auch dieser Cellulose, nachdem ich mich überzeugt hatte, dass die chemischen Reaktionen aller Rückstände die gleichen waren. Die „Cellulose", deren Eigenschaften in dem folgenden geschildert werden sollen, wurde also aus Arowroot nach der oben gegebenen Vorschrift dargestellt und ist durch das Auswaschen und das damit verbundene Schlämmen so weit gereinigt worden, dass sie keine Reaktion auf Stickstoff mehr gab.

Verhalten gegen Jodjodkalium.

Die frisch dargestellten und durch Dekantieren getrennten Skelette färben sich, wenn man sie mit verdünnter Jodjodkaliumlösung auf den Objektträger oder in ein Reagenzglas bringt, augenblicklich deutlich rot oder braun, sei es dass das Arowroot 2,5 oder dass es 10 Stunden mit Säure behandelt worden war. Wäscht man die Skelette sehr sorgfältig, tagelang mit Wasser, dem selbst etwas Ammoniak zugesetzt sein darf, aus, so färben sie sich mit verdünntem Jodjodkalium dann kaum mehr rötlich.

Lässt man die Skelette mit etwas Jodjodkaliumlösung eintrocknen, so färben sie sich intensiv blau.

Ebenso färben sie sich durch Jodjodkalium bläulich, wenn man sie einige Zeit hat in Calciumnitratlösung liegen lassen.

Diese Reaktionen fasse ich so auf, dass ich annehme, die α-Amylose selbst färbe sich mit Jodjodkalium nur schwach rötlich; in den frischen Skeletten färbt sich das Amylodextrin, welches die Poren erfüllt, in den eingetrockneten Skeletten färbt sich eine Spur verquollener β-Amylose, ebenso in den Skeletten, welche in Calciumnitrat gelegen hatten.

In Wasser von 136° löst sich die α-Amylose zur klaren, nicht opalisierenden Flüssigkeit auf.

Für die Frage, ob die α-Amylose nach dem Lösen in Wasser mit der in Wasser gelösten Hauptmasse der Stärkekörner identisch sei oder nicht, schien zuerst die Vergleichung der specifischen Drehung der bei 135—138° C gelösten α-Amylose mit der specifischen Drehung der in gleicher Weise gelösten Stärkekörner von Interesse.

1 g der mit Säure hergestellten, sorgfältigst gewaschenen und besonders sorgfältig geschlemmten α-Amylose aus Arowroot wurde mit etwa 0,05 g Calciumcarbonat und 100 ccm Wasser im Autoklaven schnell auf 135—138° erhitzt, im Autoklaven langsam abkühlen gelassen und filtriert. Es wurde die Konzentration der Lösung durch Trocknen im Vakuum bei 100° festgestellt und der Aschengehalt des Rückstandes bestimmt und in Rechnung gebracht:

$$\alpha = 2{,}507^\circ$$
$$c = 0{,}12\,605$$
$$l = 1 \text{ dcm}$$
$$(\alpha)_D = \frac{2{,}507 \cdot 100}{0{,}12\,605} = 198{,}8.$$

Gewaschenes Arowroot, ganz gleich behandelt, ergab:

$$\alpha = 2{,}193^\circ$$
$$c = 0{,}11\,067$$
$$l = 1 \text{ dcm}$$
$$(\alpha)_D = \frac{2{,}193 \cdot 100}{0{,}11\,067} = 198{,}1.$$

Digitized by Google

Das Resultat sprach also mit Sicherheit dafür, dass in der Lösung der Arowrootstärkekörner dieselbe Substanz vorhanden sei, wie in der Lösung der α-Amylose.

Die Vergleichung der specifischen Drehung der bei 135—138° gelösten, mit Natriumhydroxyd versetzten α-Amylose mit der Drehung der Stärke unter gleichen Verhältnissen ergab ein ähnliches Resultat.

Zu einer Stärkecelluloselösung von ca. 2 Proz., die im Autoklaven hergestellt war, und deren Konzentration genau bekannt war, wurde ein gleiches Volumen einer 10-proz. Natronlauge zugesetzt, dann wurde polarisiert und die sp. Drehung berechnet.

α-Amylose:

$$\alpha = 1{,}4858°$$
$$c = 0{,}09985$$
$$l = 1 \text{ dcm}$$
$$(\alpha)_D = \frac{1{,}4858 \cdot 100}{0{,}09985} = 148{,}8.$$

Arowroot, gleich behandelt:

$$\alpha = 1{,}288°$$
$$c = 0{,}08265$$
$$l = 1 \text{ dcm}$$
$$(\alpha)_D = \frac{1{,}288 \cdot 100}{0{,}08265} = 155{,}8.$$

Die Differenz von 7° bei diesen Versuchen rührt wahrscheinlich vorzüglich daher, dass zum Natriumhydroxyd-Versuche Amylose benutzt wurde, welche nicht völlig ausgewaschen und nicht so sorgfältig geschlemmt war. Es war dasselbe Präparat, welches für den folgenden Versuch benutzt worden ist.

Von Interesse für die Auffassung des Körpers ist auch sein Verhalten gegen das von SACHSSE zur Stärkeinversion benutzte Säuregemisch (SACHSSE, I, S. 48). Trocknet man die Stärkecellulose, so ballt sie sich so fest zusammen, dass sie nur äusserst langsam von der verdünnten Salzsäure angegriffen wird, so langsam, dass sich die grösste Menge des entstehenden Traubenzuckers wieder zersetzt. Um zu erfahren, wie sich die α-Amylose gegenüber der verquollenen Stärke gegen das SACHSSE'sche Gemisch verhalte, wurde eine Portion der feuchten α-Amylose auf dem Filter abgesaugt, in der feuchten Masse das Wasser bestimmt und eine etwa 2,755 g trockner α-Amylose entsprechende Menge abgewogen. Diese 2,755 g wurden dann in einem Gemische von 200 ccm Wasser und 20 ccm 25-proz. Salzsäure im lebhaft kochenden Wasserbade erhitzt. Während bei gequollener Stärke 3 Stunden zur vollkommenen Inversion genügen, brauchte die α-Amylose etwa $8^1/_2$ Stunden zur Inversion. Nach $8^1/_2$ Stunden war die Flüssigkeit fast klar. Der ungelöste Rückstand betrug 0,073 g, darin waren 0,021 g Asche enthalten. Von den 0,05 g organischen Stoffen waren, wie das Mikroskop zeigte, ein grosser Teil Zellreste und andere Verunreinigungen, doch fand sich, dass bei Zusatz von Jodjodkalium und Calciumnitratlösung noch Blaufärbung eintrat, so dass also immer noch Spuren von Amylose ungelöst waren. Die Flüssigkeit war schwach gelblich gefärbt.

Das Kupferreduktionsvermögen der auf 1000 ccm verdünnten Flüssigkeit, untersucht nach der ALLHIN'schen Methode, ergab, dass 25 ccm der Flüssigkeit

Digitized by Google

0,0667 mg $C^6H^{19}O^6$ entsprachen. In dem Liter der Flüssigkeit waren demnach 2,668 g Dextrose enthalten.

Die Untersuchung der Drehung der auf 500 ccm verdünnten Lösung ergab folgendes Resultat:

$$\alpha = 0^0\,31{,}9'$$
$$l = 2 \text{ dcm}$$
$$t = 17{,}5.$$

Da die spezifische Drehung einer 0,26-proz. Dextroselösung = 52,50 ist, so entspricht 1° Drehung 0,9502 g Dextrose in 100 ccm, wenn man die Lösung in einem Rohre von der Länge $l = 2$ dcm polarisiert; nach der Formel $\frac{1 \cdot 100}{5{,}250 \cdot 2} \cdot 31{,}9'$ entsprechen demnach diese Zahlen einer Konzentration von 0,4701. Danach berechnet sich aus der Drehung, dass in den 500 ccm der vorhandenen Lösung 2,3505 g Dextrose vorhanden sind. Zieht man alle Verhältnisse in Betracht, so sprechen diese Zahlen sehr dafür, dass auch aus der Stärkecellulose nichts weiter als Traubenzucker entsteht, wenn man die Inversion derselben vollständig durchführt.

Ueber die Natur der α-Amylose.

Bei Behandlung von Stärkekleister mit Malzauszug und bei Einwirkung verdünnter, heisser Salzsäure auf ganze Stärkekörner erhielten wir α-Amylose. Ein anscheinend gleicher Rest bleibt, wie wir im mikrochemischen Kapitel sehen werden, wenn man Stärkekörner eine bestimmte, nicht zu lange Zeit mit verdünnten Säuren in der Kälte behandelt und dann die bleibenden Skelette mit heissem Wasser auszieht, oder wenn man bestimmte Stärkekörner mit Speichel behandelt und die bleibenden Reste mit heissem Wasser auszieht.

Die erhaltenen Reste der Stärkekörner weichen in ihren Eigenschaften von der übrigen Substanz der Stärkekörner nur dadurch ab, dass sie in kochendem Wasser nicht löslich sind und sich mit Jodjodkalium nicht blau, sondern schwach rötlich färben; im gelösten Zustande unterscheiden sich beide Stoffe anscheinend nicht.

Da wir wissen, dass die feste Substanz der Stärkekörner, ohne Aenderung der Struktur, unter dem Einflusse von Säuren und Speichel, wahrscheinlich unter Umständen auch der Diastase direkt in Amylodextrin überzugehen imstande ist, so muss die Frage gestellt werden, ob die α-Amylose ebenfalls ein Umwandlungsprodukt der Stärkesubstanz sei, oder ob sie von vornherein schon in den Stärkekörnern enthalten sei.

Ohne Gründe, welche jetzt noch Bedeutung haben könnten, hat sich schon Flückiger früher (1871, I) dafür erklärt, dass die Speichelskelette aus durch Speichel veränderter Stärkesubstanz beständen. 1879 hat ferner Muskulus (V, S. 350) die Meinung ausgesprochen, dass das Auftreten der „unlöslichen Stärkemodifikation" der Einwirkung des heissen Wassers zuzuschreiben sei; doch bringt auch Muskulus keine stichhaltigen Gründe für seine Anschauung.

Es ist in der That nicht leicht, sich für eine oder die andere Ansicht zu entscheiden. Es scheint mir jedoch wahrscheinlicher, dass die Amylose teilweise von vornherein in einer krystallisierten Form in den Stärkekörnern vorkommt, welche sowohl dem kochenden Wasser als dem Eindringen des Jodes

Digitized by Google

in die Kryställchen einen grösseren Widerstand leistet, in Form der α-Amylose. Es ist vorzüglich ein Versuch, welcher mir zu beweisen scheint, dass die α-Amylose schon in den intakten Stärkekörnern enthalten ist. Lässt man nämlich (wie wir im mikrochemischen Kapitel genauer sehen werden) Arowrootstärke bei 70° verquellen und behandelt die verquollenen Körner einige Minuten mit Speichel in der Kälte, so behält man auch da schon Skelette zurück, welche sich mit Jod nicht mehr blau färben, wenigstens also teilweise aus α-Amylose bestehen müssen; diese α-Amylose kann aber wohl kaum in dem Augenblicke durch Speichelwirkung aus den festen Kryställchen entstanden sein. Aehnlich verhält es sich auch mit dem mittelst Malzauszug dargestellten Anhydrid. Ausserdem möchte ich darauf hinweisen, dass, wie wir sehen werden, bei der Lösung von Stärkekörnern in Natronlauge eine Erscheinung auftritt, welche sich auch dadurch am besten erklärt, dass man annimmt, es seien noch ungelöste Kryställchen des Anhydrids in der Lösung vorhanden. Wir müssen also wohl annehmen, dass die α-Amylose schon von vornherein in vielen Stärkekörnern in kleineren oder grösseren Mengen vorhanden ist.

In welcher Beziehung die α-Amylose zur β-Amylose steht, ist nach den Resultaten der bis jetzt gemachten Versuche noch nicht zu entscheiden, nur scheint es, als seien die Unterschiede zwischen beiden Stoffen geringfügiger Natur. Vielleicht wird, wie schon früher gesagt, die Zukunft lehren, dass β-Amylose und α-Amylose nur wasserhaltige und wasserfreie Krystalle derselben Substanz sind.

Die β-Amylose.

Die Stärkekörner setzen sich also danach aus zweierlei Trichiten zusammen, aus den Kryställchen der α-Amylose und der β-Amylose, deren Verhalten die bekannteren, hervorstechenden Eigenschaften der Stärkekörner bedingt. Nur die Kryställchen der α-Amylose können wir bis jetzt isolieren, die der β-Amylose nicht. Lösen wir die Stärkekörner in Wasser von 138° C, so erhalten wir anscheinend eine Lösung eines einheitlichen Körpers der Amylose, da dann die α-Amylose als β-Amylose in Lösung geht.

Ueber die Amyloselösung, welche durch Lösung normaler Stärkekörner in Wasser, bei einer Temperatur von 138° C, dargestellt werden kann.

Versuche über die Lösung der Stärke unter Druck wurden zuerst von JAQUELAIN angeregt, dann wurden von J. MUNK (Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1877/78) und von M. STUMPF (Zeitschr. f. Spiritusindustrie, 1878, S. 259) Experimente gemacht, welche zeigten, dass bei längerem Erhitzen der Stärke mit Wasser auf 130—160° die Stärke gelöst wird, dabei aber auch Dextrin und Zucker entsteht. SOXHLET (I) wies später nach, dass diese Inversion durch das Vorhandensein freier Säure in den Stärkesorten bedingt sei. Er erhitzte 20 g Kartoffelstärke, welche mit 3,5 ccm $^1/_{10}$ Norm. Natron und 17 ccm Wasser versetzt worden waren, 5 Stunden auf 149° C und fand dann nur 0,6 Proz. der Stärke verzuckert, während von derselben, aber nicht neutralisierten Kartoffelstärke 34 Proz. unter gleichen Umständen verzuckert worden waren. Aus diesen

Digitized by Google

Versuchen schloss SOXHLET, dass durch Behandlung der Stärke unter Hochdruck mit Wasser allein kein Zucker gebildet werde.

Ich habe einige Versuche angestellt, um die Temperatur festzustellen, bei welcher die Stärkesubstanz völlig in Lösung geht, und verweise dazu auch auf die Versuche über die Lösung der α-Amylose bei höherer Temperatur.

1) 1 g Stärkekörner und 1 g Wasser wurden in ein Rohr von 12 mm Weite gebracht, letzteres dann zugeschmolzen und so in ein Paraffinbad gesetzt, dass die bei 60° verkleisterte Stärkemasse im oberen Teile des Rohres sass. Nun wurde das Paraffinbad langsam erhitzt. Bei 133° war der Kleister noch fest, bei 137° floss die Masse wie ein dicker Gummischleim nach dem Boden der Röhre.

2) 0,5 g Kartoffelstärke wurde mit 100 g Wasser in ein Rohr gebracht und letzteres dann zugeschmolzen. Das Rohr wurde in einem Paraffinbade langsam bis 145° erhitzt. Bei 110° trat Klärung in dem auf dem Boden des Rohres liegenden Kleister ein, welche bei 138° das Maximum erreichte, später also sicher nicht weiterschritt. Eine ganz minimale Trübung, von Verunreinigungen herrührend, blieb stets erhalten.

Man kann danach bei 138° die Stärke in eine homogene, nicht opalisierende Lösung verwandeln. Erhitzt man bis auf 145°, so tritt noch keine Zersetzung ein, bei 160° ist aber unter allen Umständen Gelbfärbung zu bemerken.

Stellt man durch etwa 5 Minuten langes Erhitzen von Stärke mit Wasser auf 140°, im geschlossenen Rohre Amyloselösungen dar, so findet man, dass dieselben bei 140° selbst bei hohen Konzentrationen ziemlich leichtflüssig sind. 30-proz. Lösungen zeigen, selbst wenn sie schnell auf 100° abgekühlt sind, ungefähr die Konsistenz mässig dicken Zuckersirups, durchaus keine Kleisterkonsistenz mehr und lassen sich mit beliebigen Wassermengen verdünnen. 2-proz. Lösungen werden beim Abkühlen sofort opalisierend, lässt man sie längere Zeit im geschlossenen Rohre stehen, so findet Ausscheidung zäher Tröpfchen statt.

30-proz. Lösungen erstarren im zugeschmolzenen Rohre bald zu einer weissen, käsigen Masse, welche jedoch durchaus keine Kleisterkonsistens besitzt. Die Masse besteht aus zähflüssigen Tröpfchen. Es mag hier noch bemerkt werden, dass Glycerin die Stärke nicht zu lösen vermag. Giebt man 10 g Stärke von 15 Proz. Wassergehalt in 100 ccm Glycerin und erhitzt man beides im Autoklaven auf 140°, so verquillt wohl die Stärke, die zähe Lösung mischt sich aber nicht mit dem Glycerin. Es handelt sich also bei allen Lösungen der Stärke in Glycerin um ein mechanisches Gemenge der Tröpfchen der Lösung (der amylosigen Wasserlösung) mit dem Glycerin, um eine Emulsion. Erhitzt man Glycerin mit Stärke auf höhere Temperatur, so tritt Zersetzung der Stärke ein.

Die amylosige Wasserlösung und die Mischungen der Tröpfchen dieser Lösung mit Wasser, die sogenannten Stärkelösungen.

Wie wir eben gesehen haben, scheidet sich die Amylose aus ihrer Lösung beim Erkalten in mikroskopisch kleinen, zähflüssigen Tröpfchen ab; diese zähflüssigen Tröpfchen mischen sich unter 138° mit Wasser nicht und können nur als eine Lösung von Wasser in Amylose aufgefasst werden, als eine amylosige

Digitized by Google

Stärkelösung (im Gegensatz zu der wässrigen Amyloselösung). Dieselbe amylosige Wasserlösung kann man schon bei der Quellungstemperatur der Stärkekörner, also zwischen 60° und 70° herstellen. Wie wir später sehen werden, verwandeln sich bei dieser Temperatur die Trichite der β-Amylose der Stärkekörner in Tröpfchen der zähen Lösung, während die α-Amylose anscheinend intakt bleibt. Die Trichite der α-Amylose sind so klein, dass sie nicht als Einzelindividuen gesehen werden können; auch die direkt entstehenden Tröpfchen sind nicht einzeln sichtbar, werden es aber, sobald sie zusammenfliessen.

Bei niederer Temperatur lösen die Amylose-Trichite der Stärkekörner nur wenig oder kein Wasser; denn es lässt sich bei diesen Temperaturen, wie wir sehen werden, keine Volumenzunahme der mit Wasser behandelten Stärkekörner erkennen. Zwischen 60° und 70° verwandeln sich aber die Trichite plötzlich in die Lösung, deren Konsistenz von der aufgenommenen Wassermenge und der Temperatur abhängt.

Zur Darstellung der flüssigen amylosigen Wasserlösung, als auch zur Aufhebung der Krystallstruktur der Substanz sind schon verhältnismässig kleine Mengen von Wasser hinreichend.

Schliesst man 2 g lufttrockener Kartoffelstärke (von 20 Proz. Wassergehalt) mit 1 g Wasser in ein Rohr ein und erwärmt das Rohr im Wasserbade auf 100°, so findet man nach dem Oeffnen des Rohres alle Stärkekörner in eine äusserst zähe Lösung verwandelt; alle Stärkekörner erscheinen verquollen.

Werden 2 g lufttrockne Stärkekörner mit 3 g Wasser in einem geschlossenen Rohr kurze Zeit im siedenden Wasser erhitzt, so verwandelt sich die Masse in eine glasartig durchsichtige Lösung, welche selbst bei 100° so zähe ist, dass man sie kaum zu Fäden ausziehen kann. Durch Anwendung von mehr Wasser erzielt man leichtflüssigere Lösungen. Wie man durch mikroskopische Untersuchung quellender Stärkekörner nachweisen kann, nimmt aber die Lösung bei höherer Temperatur mehr Wasser auf. Beobachtet man die Zähflüssigkeit ein und derselben Lösung bei niederer und höherer Temperatur, so erkennt man leicht, dass die Zähflüssigkeit der Lösung bei abnehmender Temperatur zunimmt.

Solche zähflüssige, wasserarme Lösungen lassen sich nur sehr schwierig in Wasser verteilen. Die Verteilung der Lösungen in mehr Wasser geschieht um so leichter, je weniger zähflüssig sie sind, daher am leichtesten bei höherer Temperatur und bei Wasserüberschuss.

Giebt man 2 g Stärke mit 500 g destilliertem Wasser in einen Kochkolben, und lässt man die Stärkekörner im Wasserbade, unter Umschütteln, verquellen, so verwandelt sich jedes Stärkekorn in eine Blase, deren Struktur später genauer beschrieben werden wird. Sie besteht aus zahllosen, äusserst feinen Tröpfchen, welche auch bei starker Vergrösserung nicht einzeln erkennbar sind. Schüttelt man diese Mischung von verquollenen Stärkekörnern und Wasser bei 90° ungefähr 3 Stunden, so sind alle Blasen zerrissen und wahrscheinlich in alle die kleinsten Tröpfchen zerschüttelt. Es ist eine dünne Emulsion entstanden, die bei 100° vollständig durch ein mehrfaches Filter hindurchläuft. Die α-Amylose-Trichiten sind anscheinend auch mit durch das Filter gewandert. Schneller stellt man solche Emulsionen aus in Wasser suspendierten feinsten Tröpfchen

Digitized by Google

her, wenn man in einen metallenen Eierschneeschläger 2 g Stärke und 100 g Wasser bringt, den Schneeschläger in siedendes Wasser stellt und das Gemisch 10—15 Minuten lang schlägt.

Eine so erhaltene 1-proz. Emulsion, die bei 100° durch das dichteste Filter hindurchgeht, zeigt selbst bei 100° eine eigentümliche **Opalescenz**, die eben daher rührt, dass Tröpfchen in derselben schwimmen. Bei höherer Temperatur sind diese Tröpfchen wasserreicher, daher weniger dicht, beim Abkühlen geben sie Wasser ab, werden dichter. Aus diesem Grunde wächst die Opalescenz etwas, wenn man die Flüssigkeit abkühlt. Trotzdem ist es nicht möglich, in der Flüssigkeit die Amylosetropfen mit dem Mikroskope zu erkennen. Saugt man die Flüssigkeit jedoch durch eine poröse Thonplatte, so sammeln sich die Tröpfchen auf letzterer, verschmelzen teilweise, und in der vom Filter abgenommenen zähen Masse lassen sich unter dem Mikroskope die gröberen Tröpfchen nachweisen. Durch das Thonfilter selbst gehen nur ganz im Anfang Spuren von Amylose hindurch; da später nur Wasser folgt, ist es nicht als erwiesen zu betrachten, dass sich Spuren der Amylose im kalten Wasser lösen, dass also neben der amylosigen Wasserlösung eine wässrige Amyloselösung entsteht.

Lässt man eine anscheinend vollkommen homogene, nur opalisierende, 2-proz. sterilisierte Amyloseemulsion, welche sich in einem mit einem Baumwollenbausche geschlossenen Kolben befindet, bei 20° stehen, so lassen sich, nach längerem Stehen, mit dem Mikroskope Tröpfchen der Amylose in der Flüssigkeit nachweisen, die durch Aneinanderlegen kleinster Tröpfchen entstanden. Noch schneller scheiden sich mikroskopisch sichtbare Tröpfchen bei + 2° ab. Kühlt man die Stärkelösung auf — 10° ab, so fliessen die Tröpfchen zu feinkörnigen Fäden (Taf. VII, Fig. Z *c*, *d*) oder Kugeln (*a*, *b*) oder einem Netz von Fäden und Platten zusammen (*e*), je nach der Schnelligkeit, mit welcher das Gefrieren erfolgt, und je nach der Konzentration der Emulsion.

Die kleinen Tröpfchen, welche sich bei gewöhnlicher Temperatur ausscheiden, sowie die Fäden und Netze, welche sich beim Gefrieren ausscheiden, sind in heissem Wasser wieder vollkommen zerschüttelbar zur gleichmässigen Emulsion. Dampft man auch für mikroskopische Untersuchung homogene Amyloseemulsionen in einer Schale, ohne sie umzurühren, langsam ein, so entsteht an der Oberfläche der Flüssigkeit eine Haut, welche sich bei mikroskopischer Untersuchung als feinkörnig herausstellt. Sie ist durch mehr oder weniger vollkommene Verschmelzung der sich ausscheidenden Tröpfchen entstanden, die teilweise an der Oberfläche der Haut austrockneten und so fest aneinander haften, dass sie sich durch Schütteln mit heissem Wasser kaum wieder verteilen lassen (siehe auch Maschke, S. 406, 1852). Leichter geben die glasartigen Massen Amylose beim Schütteln mit heissem Wasser ab, welche man beim Eintrocknen einer homogenen Emulsion amylosiger Wasserlösung erhält. Diese Trockenrückstände quellen infolge geringer Wasseraufnahme in die Poren zwischen die eingetrockneten Tröpfchen in kaltem Wasser etwas auf und werden weiss; in Natronlauge lassen sie sich leicht zerteilen.

Wie zu erwarten, bestehen auch die Flocken, welche man bei Fällung der homogenen Emulsionen (der „Stärkelösungen") mit Alkohol erhält, aus zähflüssigen grösseren Tröpfchen, welche sich durch Druck mit dem Deckglase auf

Digitized by Google

dem Objektträger leicht zu fast homogenen Massen vereinigen lassen. Wenn man derartige Flocken (die lösliche Stärke mancher Autoren) sofort nach der Entstehung wieder mit kaltem Wasser schüttelt, so scheinen sie sich wieder zu lösen, in der That zerfallen sie wieder in Tröpfchen, welche bei starker Vergrösserung und schiefer Beleuchtung gut erkennbar sind. Schüttelt man die Flocken mit heissem Wasser, so geht die Zerteilung so weit, dass man die Tröpfchen nicht mehr nachweisen kann.

Stellt man sich 4-proz., möglichst homogene Emulsionen her, so nehmen dieselben schon bei einer Temperatur von 50° Gallertkonsistenz an, wenn sie längere Zeit ruhig stehen. Beim Gefrieren bildet sich daraus eine schwammige Masse, welche aus Tröpfchen besteht, aus welcher man unter dem Deckglase Wasser auspressen kann.

Die Behauptung, dass die Substanz der Stärkekörner in Wasser von weniger als 30° löslich sei, ist früher aufgestellt worden. Lufttrockene (also etwa 20 Proz. Wasser enthaltende) Stärkekörner, welche man in einem Mörser oder zwischen Glasplatten zerrieben oder mit dem Rasiermesser zerschnitten hat, geben allerdings an Wasser mehr oder weniger Stärkesubstanz ab, doch spricht diese Thatsache durchaus nicht für die Löslichkeit der Stärkekornsubstanz in kaltem Wasser oder für die grössere Löslichkeit der inneren Teile des Stärkekornes, sondern es erklärt sich diese Erscheinung dadurch, dass beim Reiben oder Schneiden an den gedrückten Stellen eine Temperaturerhöhung entsteht, welche zur Bildung der amylosigen Wasserlösung hinreicht. So entstehen kleine oder grössere Mengen der zähflüssigen Lösung, welche sich beim Schütteln der Körner mit Wasser in letzterem verteilen. Es steht damit im Einklang, dass die zerriebenen Stärkekörner stets teilweise oder ganz verquollen erscheinen, wenn man sie bei stärkerer Vergrösserung betrachtet. So erklären sich die Resultate, welche Guibourt (Ia, 1829), Berzelius (I, 1830), Guérin Varry (II, 1834), Maschke (I, 1852, S. 407), Jessen (I, 1859), Delffs (I, 1860), Jessen (II, 1864), Walter Nägeli (I, 1874, S. 24), Brukner (I, 1883) erhielten, sehr einfach, und wenn man bedenkt, dass die Handelsstärke (s. Abschn. D) oft sauer reagiert, so ist es auch leicht erklärlich, dass Reinsch (I, 1855) in dem Auszuge der mit Wasser zerriebenen Stärke Dextrin und Zucker fand. Schon Knop hat 1860 eine wesentlich ähnliche Erklärung gegeben. Walter Nägeli (I, 1874, S. 23) schloss sich der Erklärung Knops an. C. Nägeli glaubte 1863 (IV, S. 404) noch, dass die „weichsten Partien" der Stärkekörner in Wasser löslich seien.

Nach dieser Auffassung verhält sich die Amylose also ähnlich wie Salicylsäure (W. Ostwald, Allgem. Chemie, 2. Aufl., I, 639).

Es ist die von mir im Vorhergehenden entwickelte Anschauung über den Zustand, in welchem sich die Stärkesubstanz in den opalisierenden Lösungen befindet, meines Wissens noch niemals ausgesprochen worden; in der Litteratur finden wir nur von der meinigen verschiedene Ansichten vertreten.

Brown und Heron (III, S. 196; 1879) sagen über die Frage nach der Löslichkeit der Granulose hauptsächlich folgendes: „Es haben sich von Zeit zu Zeit grosse Meinungsverschiedenheiten darüber bemerklich gemacht, ob Granulose in dem Stärkekleister in einer wirklichen Lösung, oder aber in feine Partikelchen verteilt vorhanden ist. Es ist keinem Zweifel unterworfen,

Digitized by Google

dass lösliche Stärke (unsere β-Amylose) fähig ist, mit Wasser eine vollkommene Lösung zu bilden, trotzdem haben wir gefunden, dass eine Lösung dieses Körpers beim Filtrieren durch eine poröse Thonwand unter geringem Drucke das Meiste von ihrer festen Masse einbüsst." Zur Erklärung der letztern Erscheinung fügt BROWN hinzu: „Stärkekleister (zum grössten Teil aus Granulose bestehend) ist eines der vollkommensten Colloide, welche man kennt, und da das Lösungsmolekül desselben sehr gross ist, so dringt dasselbe nur schwer durch die engen Poren von gewöhnlichem Filtrierpapier. Anderseits hat das weniger vollkommene Colloïd, die lösliche Stärke, ein kleineres Lösungsmolekül als die Granulose und dringt leicht durch gewöhnliches Filtrierpapier, jedoch nicht durch die sehr kleinen Poren einer Thonwand; diese wird indess von den minder colloïdalen Dextrinarten und mit besonderer Leichtigkeit von allen Krystalloïden durchdrungen." Zuletzt schliesst BROWN daraus, dass das specifische Gewicht der Stärke in Kleisterform grösser ist als das des vollkommen trockenen Kleisters, dass die Granulose im Kleister völlig in Lösung sei. Dieser Schluss ist nach meiner Ansicht auch bis zu einem gewissen Grade richtig, nur ist jede dieser sog. Stärkelösungen keine homogene Flüssigkeit, sondern ein Gemisch aus Tröpfchen einer vollkommnen, zähflüssigen Lösung von Wasser in Stärkesubstanz, welche in Wasser mehr oder weniger gleichmässig verteilt sind.

Für diese meine Auffassung der sog. Stärkelösung spricht auch die Thatsache, dass das Jod in einer sog. Stärkelösung gelöst wird, ferner die Thatsache, dass die sog. Stärkelösung keinen osmotischen Druck zeigt. Ferner mache ich auf die Beobachtungen aufmerksam, welche BRÜCKE (Vorles. über Physiologie 1881, I, 325) an Glycogen gemacht hat.

Bildung von Lösungen aus Stärke und Salzlösungen.

Im Jahre 1856 hat BÉCHAMP (I) zuerst angegeben, dass Chlorzinklösung quellend auf Stärkekörner einwirkt und dass sich die verquollene Masse in der Wärme mehr und mehr verflüssigt, und im gleichen Jahre hat PAYR (I) mitgeteilt, dass Zinnchloridlösung in der Kälte die Stärkekörner verkleistert. MOHR hat erst 1860 (I) eine ähnliche Beobachtung wie BÉCHAMP gemacht. Statt Chlorzinklösung wendete FLÜCKIGER 1861 (II) Chlorcalciumlösung an, durch deren Einwirkung auf Stärkekörner er einen Kleister erhielt, welchen er mit Wasser verdünnte und filtrierte. Jodkalium und essigsaures Kalium schienen FLÜCKIGER damals gänzlich ohne Wirkung auf das Stärkemehl zu sein. KAPSCH hat dann aber 1862 (I, S. 33) gefunden, dass Zinnchlorür sowie Jodkalium die Stärke bei gewöhnlicher Temperatur zur Quellung zu bringen vermögen, und ausgesprochen, dass diese die Quellung befördernde Wirkung überhaupt den Haloïdsalzen zukäme. Auch PAYEN (III) findet 1865, dass Jodkaliumlösung stark quellend und auch lösend auf Stärke wirke. FLÜCKIGER führt später (1867) in seinem „Lehrbuche der Pharmakognosie des Pflanzenreiches" (Berlin) S. 725 und 726 an, dass essigsaures Kalium, salpetersaures Natrium gute, essigsaures Natrium, salpetersaures Kalium und neutrales weinsaures Kalium weniger gute Quellungsmittel der Stärke seien, und giebt schliesslich 1871 an (I, S. 18), dass auch Chloralhydrat wie die angeführten Salze wirke, und dass

Digitized by Google

Gummi, Zucker und Glycerin trotz ihrer Leichtlöslichkeit keine Quellung der Stärke bei gewöhnlicher Temperatur herbeiführen können. Lösungen von Salzen, welche bei gewöhnlicher Temperatur mehr als 4—6 Teile Wasser zur Lösung brauchten, sollen nach FLÜCKIGER unfähig sein, Stärkekörner bei gewöhnlicher Temperatur zum Quellen zu bringen. Zuletzt hat MEUSEL (I) 1886 einige eingehende Angaben über die Quellung der Stärke durch Rhodan-Kalium, -Ammonium, -Baryum, -Calcium und -Magnesium gemacht. Er findet auch, dass die Konzentration der Lösung für das Quellungsvermögen dieser Substanzen von wesentlicher Bedeutung ist. „Bis 10-proz. Flüssigkeiten erweisen sich selbst nach mehrtägiger Einwirkung als fast indifferent. Nur mit Hilfe des Mikroskopes konnten die ersten Anzeigen eintretender Verkleisterung wahrgenommen werden. Es zeigte sich vereinzelt eine Vergrösserung der Körner, und hier und da sah man Risse in den Hüllen in schwacher, federartiger Zeichnung vom Hilus ausgehend. Erst bei 14-proz. Lösung tritt teilweise Sprengung der Tegumente unter allmählicher Verkleisterung ein. Sofortige und vollständige Reaktion unter Zerreissung der Stärkehüllen verursachte eine 20-proz. Lösung." MEUSEL sagt auch, dass Chlorcalcium erst in 30-proz. Lösung bei gewöhnlicher Temperatur quellend wirkt, in noch höher konzentrierter Lösung dagegen Stärkekörner nicht mehr angreift. Als Körper, deren Lösung Stärkekörner schon bei gewöhnlicher Temperatur zum Quellen bringen kann, sind uns danach bekannt geworden: Ammoniumsulfocyanat, Kaliumjodid, Kaliumtartrat, Kaliumsulfocyanat, Natriumnitrat, Natriumacetat, Calciumchlorid, Calciumsulfocyanat, Magnesiumsulfocyanat, Baryumsulfocyanat, Zinnchlorür, Zinnchlorid, Zinkchlorid, Chloralhydrat.

Es ist nach dieser Erfahrung wahrscheinlich, dass noch sehr zahlreiche, leichtlösliche Substanzen die Quellung der Stärkekörner bei gewöhnlicher Temperatur hervorrufen können. So werden wahrscheinlich Calciumjodid, Kaliumbromid, Natriumbromid und vorzüglich Lithiumnitrat sehr gut quellen.

Ein vorzüglich gutes und zweckmässiges Quellungsmittel ist Calciumnitrat. Es ist viel besser als Calciumchlorid, da es sich leichter löst als letzteres und ebenso leicht neutral zu erhalten ist. 1 g Calciumchlorid ist löslich bei 0° in 2,016 g, bei 20° in 1,351 g, bei 40° in 0,909 g, bei 60° in 0,775 g Wasser; dagegen löst sich 1 g Calciumnitrat bei 0° in 1,07 g Wasser.

Die Salzlösungen, welche Stärkekörner bei gewöhnlicher Temperatur verquellen, wirken, nach meinen Erfahrungen, nicht anders als Wasser bei Temperaturen von 55 bis 100°. Sie verwandeln nur die β-Amylose, nicht die α-Amylose in Lösung. Durch Schlagen hergestellte, möglichst homogene 2-proz. Lösungen von Stärkekörnern in Calciumnitratlösung (1 g Calciumnitrat, 1,4 g Wasser) filtrieren sich leicht und erscheinen infolge des starken Lichtbrechungsvermögens der Salzlösung fast völlig homogen. Calciumchloridlösungen, welche auf 1 g $CaCl^2$ 2,5 g Wasser enthalten, verquellen Stärkekörner schon bei gewöhnlicher Temperatur, Lösungen von 1 $CaCl^2$ + 1,4 H^2O wirken weniger quellend als verdünntere. In einer siedenden, gesättigten Lösung von Kaliumcarbonat quellen Stärkekörner nicht; aus dieser Lösung nimmt β-Amylose auch bei höherer Temperatur unlöslich kein Wasser auf.

Die β-Amylose vermag also anscheinend die in Rede stehenden Salzlösungen bei niedererer Temperatur zu lösen, als Wasser. Höchst wahrscheinlich

Digitized by Google

würde die Untersuchung zeigen, dass die Stärke aus allen diesen Salzlösungen Salze aufnimmt und zwar je nach dem Verhältnisse zwischen Wasser, Salz und Amylose verschiedene Mengen, entsprechend dem Verteilungsgesetze.

Verquellung der Stärkekörner in Natronlauge.

Stärkekörner lösen sich bei gewöhnlicher Temperatur schon in relativ schwacher Natron- oder Kalilauge. Eine 7-proz. Kalilauge verquillt Stärkekörner noch ziemlich schnell.

Stellt man einen aus 5 g Stärkekörnern, 10 g Wasser, 90 g Kaliumhydroxydlösung (15-proz.) hergestellten Kleister bei gewöhnlicher Temperatur beiseite, so wird er nach und nach dünnflüssiger, innerhalb 8 Tagen schleimigflüssig wie eine Gummi arabicum-Lösung. Lässt man ihn, ohne umzuschütteln, stehen, so wird dabei die Flüssigkeit nicht völlig homogen, sondern zeigt beim Bewegen Schlieren und eine Erscheinung, als ob äusserst feines Krystallpulver in ihr suspendiert sei. Unter dem Mikroskop sieht man, dass die Flüssigkeit von zahlreichen kleinen Tröpfchen trübe ist. Schüttelt man dann 8 Tage lang tüchtig um, so wird die Flüssigkeit ganz homogen, bis auf die Schlierenerscheinung. Innerhalb 14 Tagen verändert sich die Flüssigkeit in chemischer Hinsicht kaum. Sie reduziert FEHLINGS Lösung nicht und färbt sich mit Jod noch rein blau nach der Neutralisation mit Essigsäure. Die alkalische Lösung erscheint auch nach dem Verdünnen fast völlig klar, opalisiert aber nach der Neutralisation mit Essigsäure. Es ist diese Flüssigkeit nicht ohne weiteres zu identifizieren mit der Emulsion der Stärke in Calciumnitratlösung oder Wasser, da sich in der Flüssigkeit vielleicht eine Kaliumverbindung der Stärke befindet.

Ueber die bei der Lösung in Schwefelsäure entstehenden Produkte sehe man bei HÖNIG und SCHUBERT (I) nach.

Kurze Zusammenstellung der wichtigsten Eigenschaften der β-Amylose.

In kaltem Wasser, selbst in Wasser von 30° ist die β-Amylose unlöslich; denn man kann jede Sorte Stärkekörner mit Wasser von 30° stundenlang schütteln, ohne dass sie Amylose abgeben.

Wie die Quellungserscheinungen lehren, bildet die krystallisierte β-Amylose schon bei ungefähr 60° mit wenig Wasser eine zähflüssige Lösung von Wasser in Amylose, die sich in einem Ueberschuss von Wasser nur sehr schwierig gleichmässig verteilen lässt.

Amylodextrin und Dextrin geben zähflüssige, gummiartige Lösungen mit wenig Wasser, doch sind dieses Lösungen der Substanzen in Wasser, welche sich leicht mit Wasser mischen. Die verdünntesten, kalten „Amyloselösungen" sind nur als Mischungen von Wasser mit äusserst kleinen Tröpfchen zähflüssiger amylosiger Wasserlösung aufzufassen. Möglichst homogene Emulsionen von 4 Proz. Amylosegehalt zeigen bei gewöhnlicher Temperatur die Konsistenz dicken Gummischleimes.

β-Amylose braucht zum Uebergang aus dem krystallischen in den flüssigen Zustand bei 100° jedoch mehr als die Hälfte ihres Gewichtes Wasser, da 2 g lufttrockene Stärkekörner von 17 Proz.

Digitized by Google

Wassergehalt mit 0,8 g Wasser nicht mehr völlig im geschlossenen Rohr, bei 100° verquellen.

Niederschläge, welche in der Amyloselösung erzeugt werden, nehmen stets die Form von Tröpfchen an, welche eventuell nur mehr oder weniger vollkommen aus der zu erwartenden Verbindung des Reagens mit der Amylose bestehen. Erzeugt man durch Alkohol Niederschläge in einer Amyloselösung, welche zugleich andere Stoffe enthält, die in Wasser löslich, in Alkohol unlöslich sind, so reisst die ausfallende Stärkelösung von diesen Körpern meist mit nieder.

Das specifische Gewicht der Stärke in Kleisterform (also annähernd auch der gelösten Amylose) ist nach BROWN und HERON (III, S. 197) 1,66, das spec. Gew. des getrockneten Kleisters 1,513.

Da reines Arowroot, mit etwas Calciumcarbonat und Wasser auf 137° bis 138° erhitzt, die spec. Drehung $(\alpha)_D = 198{,}1$ zeigte, so ist die spec. Drehung der Amylose dieser Zahl gleich zu setzen. Damit stimmen die Angaben von BROWN und HERON (III) überein. Diese fanden, dass schnell bereiteter Stärkekleister die spec. Drehung $(\alpha)_j = 208{,}8$ ($\alpha_D = 188{,}3$) zeigte, dass sich die Drehung des Kleisters nach halbstündigem Kochen auf $(\alpha)_j = 219{,}5$, also $(\alpha)_D = 198$ erhob. Da der Gehalt an Anhydrid vielleicht nur 1 Proz. bei der Kartoffelstärke beträgt, so dürfen die beiden Zahlen sehr wohl fast dasselbe aussagen.

Kaliumhydroxyd und Natriumhydroxyd bilden wahrscheinlich Verbindungen mit der Amylose. PFEIFFER und TOLLENS (Ann. Chem. 210, pag. 288) erhielten beim Fällen der Lösung von Stärkekörnern in Kalilauge und Natronlauge Niederschläge, auf welche die Formel $C^{24}H^{39}O^{20}K$ und $C^{24}H^{39}O^{20}Na$ passte, doch ist bei der Beurteilung der Resultate das anfangs Gesagte zu berücksichtigen. Zusatz von Kaliumhydroxyd und Natriumhydroxyd vermindert das spec. Drehungsvermögen der Amyloselösung. Nach dem früher Mitgeteilten zeigte die Amylose in der Lösung, welche bei 135°—138° dargestellt war, nach Zusatz von Natronlauge die spec. Drehung $(\alpha)_D = 155{,}8$.

BROWN und HERON fanden bei Anwendung von Kaliumhydroxyd und von Stärkekleister ungefähr $(\alpha)_D = 160°$; THOMSEN (Ber. 13, S. 2168) bei Anwendung von Natronlauge und Kleister $(\alpha)_D = 168$. Diese höheren Zahlen rühren wohl daher, dass die Tröpfchen der Amyloselösung nicht völlig in die Natriumverbindung umgewandelt wurden. Als ich 2,3267 Kartoffelstärke in einem 50 ccm Kolben 30 Tage in Kalilauge (15 g reines Aetzkali + 85 g Wasser) stehen gelassen hatte, erhielt ich folgende Zahlen:

2,3267 g Stärke von 23,3 Proz. Wassergehalt

$c = 3{,}569$
$\alpha = 6{,}33$
$l = 1$
$t = 22{,}5$
$(\alpha)_D = 177°$.

Setzt man 5 ccm einer gesättigten Baryumhydroxydlösung zu 12 ccm einer bei 138° frisch hergestellten 0,8-proz. Amyloseemulsion, so löst sich beim Schütteln der entstehende Niederschlag scheinbar noch auf. Setzt man mehr zu, so tritt bleibende Fällung ein und nach weiterem Zusatz von 5 ccm Baryum-

Digitized by Google

hydroxydlösung fällt die ganze Amylose aus. Es scheint also die Verbindung $(C^6H^{10}O^5)^8 + BaO$ entweder löslich zu sein oder sich noch leicht verteilen zu lassen. Wurde frisch hergestellte Amyloselösung in überschüssiges Barytwasser eingetragen, so fiel ein Niederschlag aus, welcher aus zähen Tröpfchen bestand und beim Austrocknen gummiartig wurde. Derselbe besass nach dem Auspressen und Trocknen im Vakuum einen Gehalt von 18,9 Proz. BaO. Ungefähr dasselbe Resultat bezüglich des Baryumgehaltes der Verbindung erhielt ASBOTH (I), als er Stärkekleister mit überschüssigem Barytwasser fällte und den ungebundenen Baryt durch Titration bestimmte. Der Niederschlag besitzt also die Zusammensetzung $(C^6H^{10}O^5) + BaO$.

Gerbsäure (siehe auch PAYEN et PERSOY, 1834, IV, S. 348) und Bleiessig geben in sehr verdünnten Emulsionen der Amylose Niederschläge.

Kupferoxydammoniak verquillt die Stärkekörner, und die amylosige Wasserlösung nimmt Kupfer aus der Kupferoxydammoniaklösung in grösserer Menge auf, da die Intensität der Färbung der Kupferoxydammoniak-Flüssigkeit bedeutend abnimmt, wenn Stärkekörner darin zum Verquellen gebracht werden.

FEHLINGS Lösung wird durch Amylose nicht reduziert.

Jod und β-Amylose.

Versetzt man eine möglichst homogene, sehr dünne (1:20000), vielfach filtrierte Emulsion der amylosigen Wasserlösung mit mit Jod gesättigter Jodjodkaliumlösung, so erhält man eine reinblaue Flüssigkeit, welche sich in verschlossenen Flaschen noch länger ohne jede Tröpfchenausscheidung hält, als eine Amyloseemulsion. Die durch Jodjodkalium blau gefärbten Tröpfchen bleiben also anscheinend noch besser suspendiert als die Amylosetröpfchen. Sobald man etwas dickere Emulsionen (1—2-proz.) benutzt, so lassen sich die blauen Tröpfchen bald in ähnlicher Weise mikroskopisch nachweisen wie die reinen Amylosetröpfchen. Setzt man zu einer solchen blau gefärbten Flüssigkeit gewisse Stoffe, z. B. Alkohol, Schwefelsäure oder Natriumacetat, so sieht man, dass die anfangs unsichtbaren Tröpfchen zu grösseren Tröpfchen zusammenfliessen, sich aneinanderhängen und so körnige Massen bilden, welche niederfallen. Die ausgefallene Substanz ist durchaus nicht fest, sondern besteht, wie der Niederschlag der durch Alkohol gefällten „Amyloselösung" aus kleinen, sehr zähflüssigen, miteinander verklebten, blauen Tröpfchen. Jede ausgefällte Jodstärke besitzt diese Struktur.

In gleicher Weise färben sich feste Stärkekörner, also krystallisierte β-Amylose mit Jodjodkalium rein blau, wenn sie keine grössere Menge von α-Amylose oder Amylodextrin enthalten.

Wie F. MYLIUS (Bericht d. Deutsch. chem. Ges., 1887, S. 688) zeigte, färbt eine wässrige Lösung von reinem Jod Kleister und feste Stärkekörner nicht blau. Die Thatsache ist zweifellos richtig. Auch die sorgfältig angestellten Versuche von KÜSTER (LIEBIGS Annalen 238, S. 361) zeigen, dass reines Jod aus einer Chloroformlösung durch Stärkekörner nicht aufgenommen wird. Blaufärbung tritt nur bei Gegenwart kleiner Mengen von JH oder von einem Jodsalze ein.

Wirkt eine relativ grosse Menge von Jodkalium oder einem Jodsalze neben Jod auf Amylosetröpfchen oder feste Stärkekörner ein, so werden dieselben nicht

Digitized by Google

blau, sondern rotbraun gefärbt, indem wahrscheinlich eine Verbindung von Jod mit viel Jodkalium in den Körnern gelöst wird. Schon aus diesen Thatsachen kann man schliessen, dass die Färbungen nicht durch Jod allein, sondern durch eine Verbindung von Jod und Jodwasserstoff hervorgerufen werden.

Mylius zeigte dann auch, dass seine „Jodstärke" neben Jod auch Jodwasserstoff, eventuell ein Jodsalz enthielt. Diese „Jodstärke" stellte Mylius durch Zusammenbringen von Stärkekleister mit durch Schwefelsäure stark angesäuerte Jodjodkaliumlösung her. Im ganzen enthielt getrocknete Jodstärke 18,47 Proz. Gesamtjod, feuchte 17—19,69 Proz. Jod als freies Jod und als Jodkalium. Das Jod des Jodwasserstoffs und das freie Jod standen im Verhältnis wie 1 : 3,8 bis 4.

Mylius betrachtete die „Jodstärke" als eine chemische Verbindung der Zusammensetzung $(C^6H^{10}O^5)_{16}J_4 + JH$. War die Jodstärke eine konstante Verbindung, so musste man annehmen, dass Stärkekleister mit Jodjodkalium auch ohne Schwefelsäurezusatz die gleiche Menge J absorbieren würde als mit diesem Zusatze.

Nach einer grösseren Reihe von Vorversuchen, welche gemacht wurden, um alle Fehlerquellen kennen zu lernen, wurde der folgende sorgfältigst durchgeführte Versuch nach der beschriebenen Methode angestellt, um die Absorptionsfähigkeit der Stärke für Jod und Jodkalium — unter Ausschluss der Schwefelsäure — festzustellen.

Eine genau gewogene Menge Stärke (Kartoffelstärke) wurde in einem mit einem Glasstöpsel verschliessbaren Masskolben mit Wasser 15 Minuten im Wasserbade erhitzt, auf 19° erkalten gelassen, darauf eine bestimmte Menge einer dem Gehalte nach bekannten wässrigen Lösung von Jod in Jodkali zugesetzt, der Masskolben bis zur Marke aufgefüllt, einige Stunden unter öfterem Umschütteln beiseite gesetzt, die Flüssigkeit von der Jodstärke durch Asbest abfiltriert und im Filtrate das Jod und Jodkali durch Destillation und Titration bestimmt; der Verlust an Jod und Jodkali zeigte also die Mengen an, die von der Stärke absorbiert waren.

Um die Brauchbarkeit dieser Methode zu prüfen, wurden 100 ccm Normaljodlösung in einen 200 ccm fassenden Masskolben gegeben, derselbe auf 200 ccm aufgefüllt, einige Stunden stehen gelassen und dann die Flüssigkeit durch Asbest filtriert. In 50 ccm der Mischung (des Filtrates) wurde dann das Jod bestimmt. In den angewandten 100 ccm der Normaljodlösung befanden sich 1,277 Jod und 2,003 Jodkali, mithin in 50 ccm der Mischung 0,3192 Jod und 0,5007 Jodkali (entsprechend 0,3826 Jod).

Beim direkten Titrieren von 50 ccm der Mischung wurden 24,64 ccm Thiosulfatlösung verbraucht, entsprechend einem Gehalte von 0,3152 Jod, mithin war eine Differenz von 0,3192 — 0,3152 = 0,004 Jod eingetreten. Darauf wurden 50 ccm der Mischung der Destillation mit Eisensulfat unterworfen, zur Titrierung des übergegangenen Jods wurden 54,22 ccm Thiosulfatlösung verbraucht, einem Jodgehalte von 0,6923 entsprechend, es mussten sich aber vorfinden 0,3192 + 0,3826 = 0,7018, mithin also ein Verlust von 0,7018—0,6923 = 0,0095 Jod; es war also für Jod ein Verlust von 0,004 und für Jodkali ein solcher von 0,0095—0,004 = 0,0055

Digitized by Google

Jod eingetreten. Diese als „Arbeitsverlust" zu bezeichnenden Verlustmengen sind den jeweiligen Resultaten also hinzuzurechnen.

Versuche.

Es wurden angewendet 1,6394 Stärke, entsprechend an wasserfreier 1,3826. Diese wurden in einem Kolben mit 50 ccm Wasser 15 Minuten im Wasserbade erhitzt, auf 19° C erkalten gelassen, dann 100 ccm Normaljodlösung hinzugefügt, auf 200 ccm aufgefüllt und 36 Stunden beiseite gesetzt. Im Kolben befanden sich abzüglich 0,86 ccm Wasser für Stärke (spec. Gew. = 1,6) 199,14 ccm Flüssigkeit. Diese 199,14 ccm enthielten also, da sich in 100 ccm Normaljodlösung 1,277 Jod und 2,003 Jodkali befanden, 1,277 Jod und 2,003 Jodkali. In 50 ccm mussten demnach 0,3206 Jod und 0,5029 Jodkali (= 0,3831 Jod) sein. Nach 36-stündigem Stehen wurde die Flüssigkeit filtriert und 50 ccm des Filtrates direkt titriert, es wurden 18,05 Thiosulfatlösung gebraucht, entsprechend 0,2324 Jod, hinzuzurechnen sind 0,004 Jod als Arbeitsverlust, also 0,2364 Jod; es war also ein wirklicher Verlust von 0,3206—0,2364 = 0,0842 Jod eingetreten.

Beim Destillieren von 50 ccm des Filtrates mit Eisensulfat wurden 0,5832 Jod gefunden, als Arbeitsverlust sind hinzuzurechnen 0,0095, also 0,5927 Jod, es mussten da sein 0,3206 + 0,3831 (aus 0,5029 KJ) = 0,7037, mithin war ein Verlust von 0,7037 — 0,5927 = 0,1110 Jod entstanden. Rechnet man den ersteren Verlust an Jod von diesem ab, so ergiebt sich für Jodkali ein Verlust von 0,1110—0,0842 = 0,0268 Jod (= 0,03505 KJ),

Auf 50 ccm habe ich also einen Verlust von 0,0842 Jod und 0,03505 Jodkali, auf 199,14 wie viel?

$$50 : 0{,}0842 = 199{,}14 : x$$
$$x = \frac{0{,}0842 \cdot 199{,}14}{50}$$
$$x = 0{,}3353 \text{ Jod},$$
$$50 : 0{,}03505 = 199{,}14 : x$$
$$x = \frac{0{,}03505 \cdot 199{,}14}{50}$$
$$x = 0{,}1395 \text{ Jodkali}.$$

Von 1,3826 Stärke sind also 0,3353 Jod und 0,1395 Jodkali absorbiert, von 100,0 Stärke würden also wie viel absorbiert werden?

$$1{,}3826 : 0{,}3353 = 100 : x$$
$$x = \frac{0{,}3335 \cdot 100}{1{,}3826}$$
$$x = 24{,}26 \text{ Jod}.$$
$$1{,}3826 : 0{,}1395 = 100 : x$$
$$x = \frac{0{,}1395 \cdot 100}{1{,}3826}$$
$$x = 10{,}08 \text{ Jodkali}$$
$$(= 7{,}70 \text{ Jod}).$$

Bei diesem Versuche betrug also die Absorptionsfähigkeit der Stärke für Jod 24,26 Proz. und für Jodkali 10,08 Proz.

Digitized by Google

Dieser Versuch ergab also, dass 31,96 Proz. Gesamtjod, 24,26 Proz. Jod als freies Jod, 7,7 Proz. Jod als Jodkalium aufgenommen worden waren.

SEYFFERT (Ber. d. D. Ch. G., 1888, S. 298 c) fand, als er 1 g Stärke mit 100 ccm Wasser verkleisterte, mit 50 ccm Jodlösung, die möglichst wenig Jodkalium und 12—13 g Jod im Liter enthielt, und 20 ccm konzentrierte Salzsäure versetzte und auf 500 ccm verdünnte, dass 22,8 Proz. freies Jod aufgenommen wurden.

Schon diese Differenz, welche durch das Weglassen der Schwefelsäure eintrat, liess es mir unwahrscheinlich erscheinen, dass die „Jodstärke" eine Verbindung sei. Dazu kam die Thatsache, dass die „Jodstärke" kein fester Körper ist, sondern dass die Tröpfchen, einfach ihre Form und Eigenschaften beibehaltend, Jod und Jodkalium aufnehmen. Ferner schien es höchst sonderbar, dass die Substanz der Trichite der Amylose in den festen Stärkekörnern mit Jod und Jodkalium eine Verbindung geben sollten, ohne sich zu verändern, und noch sonderbarer, dass man diese Verbindung durch Ammoniak etc. wieder zersetzen könne, ohne dass die Krystallstruktur im mindesten darunter affiziert werde.

Ich machte Herrn Dr. KÜSTER in Marburg auf meine Zweifel aufmerksam und veranlasste ihn, die Frage, welche mich vorzüglich mit Rücksicht auf meine Anschauungen über Quellung und Lösung der Stärke interessierte, zu entscheiden. Es liess sich die Entscheidung mit Hilfe des Verteilungssatzes (OSTWALD, Allg. Chemie, 2. Aufl., I, 809) leicht treffen. KÜSTER (Annal. 283, S. 361) machte zuerst Versuche mit festen Stärkekörnern. Die Versuche zeigten, dass die Aufnahme des Jodes in die Stärkekörner nur langsam vor sich geht. Aus $^1/_5$ N-Jodlösung hatten die Stärkekörner z. B. erst etwas über $^1/_3$ der Jodmenge aufgenommen, welches sie nach 4 Tagen gebunden hatten. Im übrigen fand KÜSTER, dass in die feste Weizenstärke bei Anwendung von $^1/_{10}$ Normal-Jodjodkaliumlösung, in 4 Tagen, als Sättigung eingetreten war, 18,95 Proz. freies Jod aufgenommen wurden, also, wie wir sehen werden, weniger als in amylosige Wasserlösung, ebenso in Kartoffelstärke 18,44 Proz.

Bei einem vor Jahren gemachten Versuche mit Arowroot hatte sich mir folgendes Resultat ergeben:

2,37 Arowroot mit 36,1 ccm $^1/_{10}$ Normal-Jodjodkalium (Kkffz. = 0,857) 16 Stunden stehen gelassen. 36 ccm der $^1/_{10}$ Normallösung brauchten dann 7,58 ccm zur Entfärbung. Die Stärke hatte also 13 Proz. Jod absorbiert.

Anscheinend löst also die krystallisierte α-Amylose weniger Jod als die zur Flüssigkeit gewordene.

Die Zahlen, welche KÜSTER weiter erhielt, liessen erkennen, dass es sich bei der Entstehung der festen Jodstärke thatsächlich um eine Lösung des Jod in der Stärkekornsubstanz handelte.

Sicherer wurde diese Thatsache für die aus „Stärkelösung" dargestellte zähflüssige „Jodstärke" festgestellt. Diese blaue „Jodstärke" ist ebenfalls keine chemische Verbindung, auch kein mechanisches Gemenge von Jod und Stärke, sondern eine wohl definierte Lösung von Jod (resp. Jodkalium etc.) in Stärke. Mit diesem Satze stimmen auch die Zahlen von ROUVIER (Comptes Rendus XXIV, 128, 749 und 1366 (1892); CXVII, 281 und 461 (1893); CXVIII, 743 (1894) vollkommen.

Digitized by Google

Wie sich bei allen diesen Versuchen die α-Amylose verhält, ist nicht festgestellt. Sie löst, wie wir sahen, anscheinend selbst Jod, und ihre Menge schwankt in den verschiedenen gewöhnlichen Stärkesorten wahrscheinlich so unbedeutend, dass Differenzen zwischen den verschiedenen Stärkesorten nicht hervortreten. Anders würde es sich vielleicht bei der roten Stärke gestalten. Vielleicht würde auch Arowroot etwas andere Zahlen geben. Sobald das Lösungsvermögen der α-Amylose für Jod festgestellt sein wird, lässt sich mittelst der Jodmethode die Menge der α-Amylose in den intakten Stärkekörnern bestimmen.

Der Lösung des Jod in krystallisierter Amylose und in der amylosigen Wasserlösung kann schon durch genügend grosse Mengen kalten Wassers das Jod langsam entzogen werden; sehr schnell entfernt heisses Wasser das Jod aus den betreffenden Substanzen. Alkohol und Chloroform entziehen den feuchten Stärkekörnern und der amylosigen Wasserlösung das Jod ebenfalls langsam.

Lässt man also Stärkekörner in mit Jod völlig gesättigter $^1/_{10}$ Normaljodlösung 4—5 Tage liegen, so färben sie sich blau. Legt man die Stärkekörner in viel, oft gewechseltes kaltes Wasser, so geben sie ihr Jod nach und nach ab und sie zeigen sich dann nach dem Auswaschen völlig unverändert, auch in optischer Beziehung. Auch wenn man die blauen Stärkekörner mit Ammoniak entfärbt, wobei sie von aussen nach innen zu ihre Farbe verlieren, verquellen sie nicht.

Das Amylodextrin.

Das Amylodextrin hat für uns ein grosses Interesse, weil es in den sich mit Jod rot färbenden Stärkekörnern vorkommt, weil die sich mit Jod blau färbenden, gewöhnlichen Stärkekörnern leicht in Pseudomorphosen umgewandelt werden können, welche aus Amylodextrin bestehen, und ferner, weil die Sphärokrystalle des reinen Amylodextrins für das Verständnis der Stärkekörner wichtig sind.

Obgleich Schulzes Amidulin („Diminutivendigung und zugleich an Inulin erinnernd") (70) wahrscheinlich grösstenteils Amylodextrin gewesen ist, so sind doch die Angaben, welche Schulze in der kurzen Notiz (1848) über den Körper macht, so unzureichend, dass man ihm die Entdeckung des Amylodextrins nicht zuschreiben darf. Das Amylodextrin ist zuerst von Musculus (Comptes rendus, 1870, p. 857) im Jahre 1870 entdeckt und beschrieben worden als „dextrine insoluble dans l'eau". Im Jahre 1874 (also eigentlich wohl 1873, da die Brochüre wahrscheinlich, wie üblich, mit der Jahreszahl des nächstfolgenden Jahres versehen ist) erschien die Arbeit von Walter Nägeli (12), in welcher derselbe eine neue Darstellungsweise des Amylodextrins angiebt und eine eingehendere Beschreibung des Körpers liefert als Musculus. Walter Nägeli nannte die krystallisierte Substanz „Amylodextrin", und da diese Bezeichnung zweckmässiger ist als „unlösliches Dextrin" oder „lösliche Stärke", so wollen wir diese Bezeichnung benutzen, obgleich vom historischen Standpunkte „dextrine insoluble" vorzuziehen wäre.

Nach Nägelis Abhandlung erschien dann 1874 wieder eine Abhandlung

Digitized by Google

von MUSCULUS (VI), in welcher derselbe das Amylodextrin als „amidon soluble" nochmals eingehend beschrieb und die Darstellungsmethode der Substanz genauer angab.

Es muss nun besonders hervorgehoben werden, um der Konfusion, die bisher in Hinsicht auf das Amylodextrin herrschte, endlich den Boden zu rauben, dass ein Körper, welcher mit Recht als mit dem von NÄGELI und MUSCULUS dargestellten krystallisierten Amylodextrin identisch angesehen werden darf, bis 1887 nicht weiter in der Litteratur beschrieben ist. Es muss dies betont werden, da NÄGELI selbst (I, S. 6) die Vermutung aussprach, dass SCHULZES Amidulin, BÉCHAMPS lösliche Stärke und MUSCULUS' dextrine insoluble dieselben Körper seien, und weil MUSCULUS durch seine Bezeichnung des Körpers als amidon soluble*) die Konfusion nur vergrössert hat.

In der That sind die Präparate, welche JAQUELAIN (I, p. 174) als granules d'amidon ou de fécule**), MASCHKE (II) als lösliches Amylum, BÉCHAMP (I und II) als amidon soluble beschreiben, Gemische aus Amylose, Amylodextrin, wohl auch Dextrin, wie aus deren Darstellungsweise und Eigenschaften hervorgeht. Auch ZULKOWSKYS (I) lösliche Stärke besteht sicher grösstenteils aus β-Amylose, enthält aber wahrscheinlich auch Amylodextrin, und das Präparat, welches SALOMON 1883 (I, S. 111) als „völlig reine" lösliche Stärke beschreibt, ist ein Gemisch von viel Amylose und Amylodextrin. Letzteres geht mit Sicherheit daraus hervor, dass Bleiessig in der Lösung des Körpers „einen ungemein starken voluminösen Niederschlag" hervorbringt (I, S. 112), und dass Jod die Lösung des Präparates „rein tiefblau färbt". Uebrigens kann man schon aus den Angaben über die Darstellung des Präparates ersehen, wenn man mit den Eigenschaften der Stärke und der Stärkederivate bekannt ist, dass so, wie es SALOMON anfängt, kein reines Amylodextrin erhalten werden kann.

Ich habe gelegentlich einer Besprechung einer Arbeit von DAFERT (ARTHUR MEYER II, S. 179) im Jahre 1887 und in der Botanischen Zeitung, 1886, S. 697 eine vorläufige Mitteilung aus der hier wiedergegebenen Arbeit, welche ich grösstenteils schon im Jahre 1885 ausgeführt habe, gemacht. In der Abhandlung von 1887 habe ich die völlige Verschiedenheit des Amylodextrins von der Amylose (also auch gelöster Stärkesubstanz oder „löslicher Stärke") scharf betont und die Eigenschaften beider Stoffe neben einander gestellt. Von den

*) MUSCULUS sagt von dem Amylodextrin (31, p. 28): „Je l'avais d'abord considéré comme une dextrine, mais j'ai reconnu depuis que ce n'est autre chose que de l'amidon"; und ferner 1879 (V, S. 347): „Ausser dieser unlöslichen Modifikation (der Stärke) giebt es deren noch andere, so z. B. die krystallisierte Stärke, welche ich zuerst im Jahre 1870 dargestellt habe und welche sich durch grosse Löslichkeit auszeichnet. Ich hielt sie zuerst für ein Spaltungsprodukt der Stärke und nannte sie anfangs unlösliches Dextrin (1874). Später erkannte ich aber, dass jene Substanz sich gegen Fermente und Säuren ganz ähnlich wie Stärke verhielt, und benannte sie deshalb mit dem Namen lösliche Stärke (1874)."

**) JAQUELAIN (35) erhielt allerdings im Jahre 1840 kugelförmige Körner, als er 1 Teil Stärke mit 5 Teilen Wasser 2 Stunden auf 150° erhitzte, von denen er einige dem Amylodextrin zukommende Eigenschaften beschreibt; doch lässt sich aus seinen weiteren Angaben ersehen, dass diese Körner viel Amylose enthielten. Dies erkennt man z. B. aus der Angabe, dass eine auf —10° abgekühlte Lösung der „granules d'amidon ou de fécule" fadenförmige Körper (Stärkefäden) lieferte neben runden Körnern. Auf Seite 187 erwähnt er nebenbei ein Pulver, welches sich durch Jod purpurn färbt; dieses Pulver muss ziemlich reines Amylodextrin gewesen sein. JAQUELAIN spricht aber von dessen Eigenschaften durchaus weiter nicht.

Digitized by Google

dort angeführten Unterscheidungsmerkmalen zwischen β-Amylose und Amylodextrin hebe ich folgende hervor:

Amylose.	Amylodextrin.
Bleiessig: Niederschlag in 0,05-proz. Lösung.	Kein Niederschlag in 6-proz. Lösung.
Taninlösung: Niederschlag in 0,005-proz. Lösung.	Kein Niederschlag in kalter 5-proz. Lösung.
Jod: färbt verdünnte Lösungen rein blau.	Färbt verdünnte Lösungen rein rot.
FEHLINGS Lösung: wird nicht reduziert.	100 g Amylodextrin reduzieren so stark wie 5,6 wasserfreie Dextrose.
$(\alpha)_D$ in Calciumnitratlösung + 230°.	In Calciumnitratlösung + 195°.

Auch habe ich dort nochmals ausgesprochen, dass das Amylodextrin aus der Amylose durch Einwirkung von Säuren und Fermenten entstehe. Früher (ARTH. MEYER I, S. 713) habe ich meinen Standpunkt zur Frage nach dem Zusammenhang zwischen Stärke und Amylodextrin schon in folgender Weise formuliert: „Das Amylodextrin entsteht stets bei Behandlung von Stärkekleister mit verdünnten Säuren, Diastase, Pepsin, Speichel, überhaupt allen Substanzen, welche eine Spaltung der Stärkesubstanz unter Anlagerung von Wasser bewirken, und zwar entsteht es immer im Anfange des Spaltungsprozesses und geht bei weiterer Einwirkung der Säuren etc. in Dextrin, schliesslich in Zuckerarten über."

Eine Arbeit von BROWN, welche im Jahre 1889 erschien, beschäftigt sich mit dem Nachweise, dass Amylodextrin und lösliche Stärke verschiedene Körper sind, und stellt einige Eigenschaften des Amylodextrins fest, von denen wir später zu reden haben werden.

Zuletzt ist eine Abhandlung von LINTNER und DÜLL (III, 1893) erschienen, in welcher ein unreines Amylodextrin besprochen wird. Merkwürdigerweise nennt aber LINTNER das sich „rein rotbraun" mit Jod färbende Produkt von der Drehung $(\alpha)_D$ 196 wieder Erythrodextrin, eine mit Jod rein blau werdende Substanz, die krystallisiert (?), aber Amylodextrin.

Das Erythrodextrin von LINTNER ist höchst wahrscheinlich ein mit Dextrin stark verunreinigtes Amylodextrin, das Amylodextrin LINTNERS hauptsächlich ein mit viel Amylose verunreinigtes Amylodextrin. Ich gebe die Beschreibung der beiden Produkte weiter unten.

Darstellung des Amylodextrins. W. NÄGELI (I) stellte sein Amylodextrin auf zweierlei Weise dar. Einmal liess er 1000 g Stärke mit 6 l verdünnter Schwefelsäure, welche 15—16 Proz. SO^4H^2 enthielt, 96—120 Tage unter öfterem Umschütteln stehen. Er verarbeitete den ungelösten Rückstand zu Amylodextrin, indem er die Reste der Stärkekörner sorgfältig mit Wasser wusch, dann mit Wasser kochte, die Lösung (es löste sich fast alles) filtrierte und dann ausfrieren liess. Die ausgeschiedenen Sphärokrystalle wurden noch dreimal in Wasser gelöst und ausfrieren gelassen. Das so erhaltene Amylodextrin (Amylodextrin I; I, S. 6) war, wie W. NÄGELIS Angaben über dessen Eigenschaften erkennen lassen, verhältnismässig rein.

Ein weniger reines Amylodextrin erhielt W. NÄGELI, indem er eine Portion der Lösung, welche er durch 20-tägige Einwirkung seiner Säure auf die Stärke

Digitized by Google

erhielt, mit Alkohol fällte und aus der Lösung des Niederschlags das Amylodextrin herstellte wie aus der Lösung des Rückstandes der Stärkekörner im ersten Falle. MUSCULUS (VII, S. 28) stellt das Amylodextrin aus der Stärke her, indem er 2 l verdünnter, 5 Proz. SO^4H^2 enthaltender Schwefelsäure mit 400 g Stärke erwärmt, bis sich die Lösung mit Jod violett färbt, die Lösung mit Kreide neutralisiert, filtriert, zum Sirup eindickt und beiseite stellt, bis sich das Amylodextrin in Sphärokrystallen ausgeschieden hat. Die letzteren wäscht er mit Wasser, löst sie, versetzt die Lösung mit etwas Alkohol, um etwas mit ausgeschiedene Stärke zu fällen, filtriert von dieser ab, verdampft das Filtrat zu einem kleinem Volumen und lässt erkalten. Das Amylodextrin scheidet sich dann wiederum ab. Das Amylodextrin von MUSCULUS, welches so erhalten wurde, musste noch sehr viel Amylose einschliessen. Erwähnt muss noch werden, dass PFEIFFER und TOLLENS (I) auch Amylodextrin nach NÄGELIS Vorschrift darzustellen versuchten, dabei aber auf Schwierigkeiten stiessen, weil wahrscheinlich noch zu viel unveränderte Amylose in ihrem Rohprodukte enthalten war.

BROWN und MORRIS (1889, I) wandten zur Darstellung des Amylodextrins die Methode von W. NÄGELI an. Sie liessen Kartoffelstärkekörner mit 12-proz. Salzsäure $8^1/_2$ Jahre stehen. Es waren noch ungefähr 60 Proz. der Stärkekornsubstanz ungelöst, in Form der getrennten Schichten der Stärkekörner, welche mit Jod sich hell gelbrot färbten. Diese Schichten waren in Wasser völlig löslich und BROWN und MORRIS erhielten beim Fällen der Lösung mit Alkohol Sphärokrystalle von Amylodextrin.

BROWNS Amylodextrin war sicher noch nicht völlig rein, was schon daraus hervorging, dass (R) und (α) eines durch Dialyse gewonnenen Produktes und des ursprünglichen Produktes sich wie 10,12 : 9,09 und 204,6 : 206,25 verhielten. Es war anscheinend noch viel Dextrin eingeschlossen und vielleicht etwas Isomaltose. Sie zeigen dann, dass 11-proz. Salzsäure in 6—7 Monaten die Stärkekörner ganz in Amylodextrin verwandelt, wobei selbstverständlich ein Teil (ungefähr 40 Proz.) der Stärkesubstanz in Lösung geht, und zwar ist es Dextrose, welche sich in der Mutterlauge findet, wenn die Stärke $8^1/_2$ Jahre behandelt ist.

LINTNER und DÜLL (III, S. 2543) stellten ihr Erythrodextrin, ein unreines Amylodextrin, durch Einwirkung von Malz auf Stärkekleister bei 70° her. Sie unterbrachen die Reaktion, als mit Jod reine Rotfärbung eintrat und fraktionierten, bis sie ein Produkt von der Drehung $(\alpha)_D = 196$ und dem Reduktionsvermögen $(R)_m = 0{,}96 - 1{,}16$ erhielten. Molekulargewicht 5786. Ausserdem haben LINTNER und DÜLL eine Substanz hergestellt von der Drehung $(\alpha)_D = 196{,}8$, mit reinblauer Jodreaktion und der Fähigkeit, Sphärokrystalle zu bilden. Das ist also, wie gesagt, wiederum ein unreines Amylodextrin, dessen Hauptmenge aus Amylose besteht. Es geht aber doch aus diesen Resultaten etwas sicherer, als aus den bekannten Thatsachen hervor, dass durch Malzwirkung ein Körper aus Stärke entsteht, der sich mit Jod rot färbt, dass auch durch Einwirkung von Diastase auf Amylose Amylodextrin entsteht.

Das Amylodextrin ist von mir zu verschiedenen Malen und nach verschiedenen Methoden, stets allerdings nur durch Einwirkung von Säuren auf Stärkekörner, dargestellt worden.

Zuerst habe ich 200 g Stärke in 2000 g Wasser durch 8 g Oxalsäure, bei

Digitized by Google

100° in zweckmässiger Weise invertiert, die unveränderte Amylose aus der Lösung durch 12-stündiges Stehen möglichst absetzen lassen, das an Amylodextrin reiche Filtrat etwas eingedickt, durch Ausfrierenlassen von der Amylose weiter befreit und schliesslich die Amylodextrinlösung stark konzentriert. Aus der sehr konzentrierten Lösung schied sich das Amylodextrin beim Stehen in Sphärokrystallen ab. Es wurde durch Umkrystallisieren aus Wasser und durch Fraktionieren mit Alkohol gereinigt, bis es sich mit Jod rein rot färbte. Die Ausbeute betrug 2 Proz. der Stärke, doch ist das Produkt nicht absolut rein gewesen.

Später wurde nach folgender Vorschrift gearbeitet. 1 kg Kartoffelstärke wurde mit 1 l Wasser + 125 g konz. Schwefelsäure zu einem Brei angerührt und unter Umschütteln in 4 l Wasser, welches vorher auf 80° erhitzt worden war, eingetragen. Nach 60 Minuten weiteren Erwärmens auf 80° und fortwährendem tüchtigen Umschütteln färbte sich die Flüssigkeit mit Jod rot. Es wurde die Flüssigkeit mit Marmorstückchen neutralisiert, filtriert und dann zur Sirupkonsistenz eingedampft. Der Sirup wurde 48 Stunden an einen kühlen Ort gestellt. Das Ausgeschiedene, das rohe Amylodextrin, wurde dann, als 500 g aus wiederholten Darstellungen davon vorhanden waren, in folgender Weise von der noch unverwandelten Stärkesubstanz befreit. 125 g wurden in 200 g Wasser gelöst, auf 80° erhitzt und mit 100 g auf 80° erhitzter 7,5-proz. Schwefelsäure versetzt und so lange erwärmt, bis die Flüssigkeit sich mit Jod rein rot färbte, auch bei geringem Zusatze von Jodlösung. Diese Flüssigkeit wurde dann in gleicher Weise auf reineres Amylodextrin verarbeitet, wie die erste Flüssigkeit auf rohes Amylodextrin verarbeitet worden war.

Das erhaltene Produkt schied sich aus konzentrierter wässriger Lösung in grossen Sphärokrystallen aus, welche jedoch noch das schiefe Kreuz im Polarisationsmikroskope zeigten. In kochendem Wasser lösten sie sich fast klar und färbten sich mit viel Jodjodkalium schön rot. Dennoch waren sie noch völlig unrein, wie sich bei weiterer Reinigung ergab. Sie schlossen viel Amylose und auch Dextrin ein. Zur Reinigung wurden sie auf dem Dampfbade in der 10fachen Menge Wasser gelöst, dann wurden zu der heissen Lösung auf 10 Teile Wasser 15 Teile 96-proz. Alkohol hinzugegeben und am Rückflusskühler eine halbe Stunde gekocht. Es schied sich Amylose mit etwas Amylodextrin aus. Die Lösung wurde heiss filtriert, das Filtrat über Kalk zur Krystallisation gestellt. Die Krystalle wurden gesammelt und in gleicher Weise noch mehrere Male umkrystallisiert. Schliesslich wurde in gleicher Weise, aber fraktioniert, aus wasserhaltigem Alkohol umkrystallisiert. Das Reinigen wurde fortgesetzt, bis in der Mutterlauge kein Dextrin mehr nachzuweisen war und bis sich die verdünnte Lösung des Amylodextrins mit einer Spur von Jodjodkalium oder Jod nicht mehr violett, sondern rein rotbraun färbte, zum Zeichen, dass die Hauptmasse der Amylose entfernt war. Das Amylodextrin krystallisierte so zuletzt in Krusten aus schönen Kryställchen. Entstanden in fast reinen Lösungen noch Sphärite, so zeigten sie das orthogonale Kreuz im Polarisationsapparate. Freie nadelförmige Kryställchen wurden schliesslich auch erhalten durch Lösen des Amylodextrins in etwas Wasser, Erhitzen auf dem Dampfbade und fortgesetzten langsamen Zusatz von Alkohol, bis sich, unter starkem Stossen der Lösung, Kryställchen ausschieden. Beim Stehen der alkoholreichen Lösung in ge-

Digitized by Google

schlossenen Flaschen entstanden weiter relativ grosse und schmal-tafelförmige Kryställchen.

Die Ausbeute an reinen Krystallen war schliesslich, trotz sorgfältiger Vermeidung der Verluste, sehr gering. Aus 3 kg Stärke erhielt ich 10 g reines Amylodextrin.

Reichlicher war die Ausbeute, als ich zur Darstellung des Rohproduktes die Methode von WALTER NÄGELI anwandte. Ich liess 3 l Wasser und 500 g Schwefelsäure mit 500 g Stärke 6 Jahre stehen, dazwischen wechselte ich einmal die Schwefelsäure. Die Stärke wurde dann mit destilliertem Wasser bis zum völligen Verschwinden der sauren Reaktion gewaschen, wobei auch das Dextrin und der Zucker grösstenteils entfernt wurden, und bei 85° im Wasserbade mit 3 Portionen Wasser ausgezogen. Jeder Auszug wurde filtriert. Gereinigt wurde wie bei der vorigen Methode. Auch hier war die reine Substanz erst durch 10—20maliges Umkrystallisieren zu erhalten.

Die Reinigung gelingt deshalb so äusserst schwierig, weil die fein verteilten Tröpfchen der amylosigen Wasserlösung sich äusserst schwierig aus der Lösung entfernen lassen, immer wieder mit aufgeschwemmt werden und beim Krystallisieren in die Krystalle eingeschlossen werden. Dabei ist es höchst überraschend, dass die alkoholischen Lösungen, welche völlig klar erscheinen, doch beim Krystallisieren wieder sichtbare Tröpfchen der amylosigen Wasserlösung ausscheiden, welche sich wahrscheinlich durch Zusammenkleben vieler unsichtbarer Tröpfchen bilden. Diese sichtbaren Tröpfchen werden dann häufig zum Centrum von Sphärokrystallen des Amylodextrins, oder sie werden in die Krusten eingeschlossen. Bringt man solche Krystallkrusten dann mit etwas Jodjodkaliumlösung unter ein Deckglas, auf den Objektträger und zerdrückt sie, so färben sich nach 5 Minuten die Amylosetröpfchen blau, die Amylodextrinkrystalle nur rötlich; löst man die Sphärokrystalle oder Krusten in 50-proz. Alkohol, so bleiben die Tröpfchen teilweise unverteilt zurück und trüben die Lösung. Die Reinigung muss also fortgesetzt werden, bis keine Amylosetröpfchen mehr in den Krusten nachzuweisen sind.

Löslichkeit des Amylodextrins. Ueber die Löslichkeitsverhältnisse des Amylodextrins ist bisher wenig bekannt geworden; WALTER NÄGELIS und MUSCULUS' Angaben lehren nur, dass es in kaltem Wasser sehr wenig löslich ist, in Wasser von 50—60° sehr leicht. BROWN und MORRIS (II, S. 449) teilen mit, dass sich in kaltem Wasser ungefähr 1,75 Proz. löst. Mit noch relativ amylosereichem, aber dextrinfreiem Amylodextrin, welches ich mittelst Oxalsäure erhalten hatte, habe ich folgende Versuche gemacht.

Wasser wurde 2 Stunden unter öfterem Umschütteln auf einem Ueberschusse des noch Amylose enthaltenden, getrockneten, fein pulverisierten Amylodextrins stehen gelassen und dann bei der Lösungstemperatur filtriert. In 100 cm des Filtrates fanden sich folgende Mengen von Amylodextrin:

Bei 8° C	0,13 g	Amylodextrin
„ 30° „	1,58 „	„
„ 60° „	3,98 „	„
„ 70° „	4,66 „	„
„ 80° „	9,33 „	„

Digitized by Google

Dagegen entstand bei 90° eine dicke, nicht mehr filtrierbare Lösung, so dass also nun die Löslichkeit plötzlich ungemein stark steigt. Die Zahlen können auf absolute Genauigkeit keinen Anspruch machen, aber doch zur Orientierung dienen.

Die Lösungen des reinen Amylodextrins sind absolut klar und farblos, und scheiden selbst relativ konzentrierte Lösungen nur sehr langsam, oft nach vielen Tagen den Ueberschuss des Amylodextrins aus.

In siedendem Alkohol von 50 Proz. ist das Amylodextrin noch reichlich löslich.

In denjenigen Salzlösungen, welche Amylose leicht in amylosige Wasserlösung verwandeln, löst sich das Amylodextrin leichter als in Wasser, ebenso in Säuren; dagegen löst Dextrinlösung das Amylodextrin nicht leichter als Wasser.

Wirkung der wässrigen Lösung des Amylodextrins auf das polarisierte Licht. Da die Verunreinigungen, welche das Amylodextrin meist enthalten wird, wenn es nicht äusserst sorgfältig gereinigt worden ist, die Amylose und das Dextrin, die spez. Drehung 198 und 192 besitzen, so ist eine nicht allzugrosse Verunreinigung durch diese Körper ohne wesentlichen Einfluss auf die Drehung; nur wenn Isomaltose oder Maltose von den Sphärokrystallen eingeschlossen wurde, sinkt die Drehung erheblich. Aus diesem Grunde sind die Angaben der Autoren über die spez. Drehung annähernd übereinstimmend, obgleich die Produkte dieser Autoren sehr verschieden rein waren.

Musculus (IV, S. 189) giebt $(\alpha)_j = +218^0$ [$(\alpha)_D = 195{,}2$] als spez. Drehung seines Produktes an; Walter Nägeli (I, S. 37) fand die spez. Drehung, unter Anwendung von weissem Lichte, in 1-proz. Lösung $= +175^0$. Salomons (I, S. 113) ganz unreines Präparat ergab $(\alpha)_D = 190{,}24$; das sicher viel reinere Produkt von Brown und Heron (I) lieferte die Zahl 187,04 für $(\alpha)_D$. Ein noch nicht völlig reines, noch in Sphärokrystallen krystallisierendes, noch Amylose enthaltendes Amylodextrin gab mir folgende Zahlen: $\alpha = 11$, 25, $t = 20$, $l = 2$, $c = 2{,}8920$, also $(\alpha)_D = 194{,}5$. Ganz reines, in Krusten krystallisiertes Amylodextrin gab mir folgendes Versuchsresultat: $t = 13^0$, $l = 1$, $c = 5{,}17$, $\alpha = 10$; daraus berechnet sich $\mathbf{(\alpha)_D = +193{,}4^0}$.

Verhalten des Amylodextrins gegen Fehlings Lösung. W. Nägeli fand, dass unter Anwendung der ursprünglichen (Liebigs Annalen, 72. Bd., S. 106; 106 Bd., S. 75) Fehling'schen Titriermethode 100 g Amylodextrin so viel Kupfer aus der Fehling'schen Lösung niederschlagen wie 6,85 g (Amylodextrin I) oder 5,18 g (Amylodextrin II) Dextrose (I, S. 82).

Musculus (VIII, p. 497) giebt an, dass 100 Teile Amylodextrin beim Kochen mit Fehlings Lösung so viel Kupferoxydul abscheiden, wie 6 Teile Dextrose (was wir durch $(R)^d = 6$ ausdrücken, während wir das Zeichen $(R)_m$ dann gebrauchen, wenn das Reduktionsvermögen der Maltose als Mass benutzt wird).

Brown und Heron fanden das relativ hohe Reduktionsvermögen $(R)_d = 8{,}93$. Die Zahlen über das Reduktionsvermögen, welche Lintner und Düll (III) für ihr Erythrodextrin und Amylodextrin geben, sind sehr niedrig [$(R)_m = 0{,}96$—$1{,}16$ für Erythrodextrin], was mir für das „Erythrodextrin" kaum erklärlich erscheint.

Digitized by Google

Ein noch Amylose enthaltendes, in ein schiefes Kreuz zeigenden, grossen Sphärokrystallen krystallisierendes Produkt, welches ich mittelst Oxalsäure dargestellt hatte, gab mir (nach SOXHLETS Verfahren; J. f. pr. Ch. 1881, 21, S. 227), bei 7 Minuten langem Kochen die Zahl $(R)_d = 5{,}6$. Alle diese Produkte waren nicht absolut rein, und die Zahlen sind, obgleich sie sich der richtigen Zahl nähern, doch belanglos, da ein sehr amylosereiches Produkt, welches ein wenig Dextrose enthält, die gleichen Zahlen geben kann wie die reine Substanz.

Zu dem entscheidenden Versuche benutzte ich ein in schönen Krusten krystallisiertes Amylodextrin, welches unter dem Mikroskop bei Befeuchten mit Jodjodkalium ganz homogen rot wurde, also keine Spur von Amylose enthielt. Dasselbe Präparat hatte zu der in dem folgenden zuletzt beschriebenen Molekulargewichtsbestimmung gedient und war, da es keine Siedepunkterhöhung bewirkt hatte, völlig frei von Zucker. $(\alpha)_D$ war zu 193,2 bestimmt worden.

1,050 g Amylodextrin wurden mit heissem Wasser zu 50 ccm (bei 17,5° C) Lösung gelöst. 25 ccm der Lösung wurden zu einer Mischung von 60 ccm FEHLINGS-Lösung und 60 ccm Wasser, welche zum Kochen erhitzt worden war, zugesetzt und 2 Minuten im vollen Kochen erhalten. Das ausgeschiedene Kupferoxydul lieferte 0,066 g Cu. **$(R)_d$ war also = 6,6.**

Das Molekulargewicht des Amylodextrins ist von BROWN und MORRIS (II, S. 455) nach RAOULTS Methode zu 2185 und 2290 in zwei Versuchen festgestellt worden. $(C^6H^{12}O^6)^{14} - (H^2O)^{13}$ würde 2286, $(C^6H^{12}O^6)^{12} - (H^2O)^{11}$ würde 1962 entsprechen. LINTNER und DÜLL fanden für ihr sogenanntes Amylodextrin, welches wahrscheinlich sehr viel Amylose enthielt, das Molekulargewicht 17600—17900, für das sogenannte Erythrodextrin, welches amorph war, die Zahl 5786. Herr Dr. KÜSTER in Marburg teilt mir zu der einen Bestimmung folgende Kritik mit:

„LINTNER und DÜLL wollen Ber. 1893, S. 2544 für eine Substanz durch Messen der Gefrierpunktserniedrigung an etwa 10-proz. Lösung das Mol.-Gew. von etwa 17750 gefunden haben. Dem müsste eine Gefrierpunktserniedrigung von etwa 0,01° zu Grunde liegen, die mit Hilfe des BECKMANN'schen Apparates ein geübter Arbeiter zwar konstatieren, nicht aber messen kann. Sie wollen nun sogar einmal 17600, das andere Mal 17900 gefunden haben, das ist eine Abweichung von $^1/_{60}$ des Betrages, entspricht $0{,}01 \cdot {}^1/_{60} = 0{,}00017°$. Es wäre demnach sehr wünschenswert gewesen, wenn die Herren ihre Zahlenbelege mitgeteilt hätten — namentlich aber auch die Bezugsquelle ihrer bisher noch unerreichten Thermometer."

Herr Dr. KÜSTER in Marburg hatte zuerst die Güte, ein Präparat zu untersuchen, welches in Sphärokrystallen krystallisierte, sich in Lösung schwach violett mit Jodjodkalium färbte, sicher aber dextrin- und zuckerfrei war. Bei Untersuchung der Siedepunktserhöhung, welche die Substanz zu bewirken imstande war, brachten 2,2065 g der Substanz in 25 g Wasser keine messbare Erhöhung des Siedepunktes hervor. Einer Erhöhung von 0,001° würde das Molekulargewicht von ca. 10000 entsprechen, so dass das Molekulargewicht der untersuchten Substanz danach sicher grösser war als 10000.

Nach diesem Vorversuche wurde durch Herrn Dr. KÜSTER ein absolut reines Amylodextrin untersucht. Herr Dr. KÜSTER teilt mir folgendes Versuchsresultat mit:

Digitized by Google

„Zwei BECKMANN'sche Siedegefässe neuerer Konstruktion mit je 30 ccm Wasser wurden um 10 Uhr zum Kochen gebracht. Um 11 Uhr etwa wurden die Temperaturen bei steigendem Barometerstand konstant.

No.	Zeit	Barom.	Thermom. 1	Thermom. 2
1	$12^h 0'$	72,85	0,724	0,975
2	$12^h 30'$	72,85	0,724	0,975
3	$2^h 45'$	72,90	0,744	0,997
4	$3^h 10'$	72,96	0,764	1,018
5	$3^h 50'$	?	0,786	1,039
6	$4^h 5'$	73,00	0,788	1,041
7	$4^h 30'$	73,00	0,788	1,041
8	$4^h 40'$	73,00	0,788	1,041
9	$4^h 50'$	73,00	0,790	1,041

Nach Ablesung No. 6 wurde in den Apparat No. 2 6,487 g Amylodextrin gefüllt.

Da die Temperatur nach dem Wiederkonstantwerden unverändert war, lässt sich ein Molekulargewicht für Amylodextrin durch Siedepunkterhöhung wässriger Lösungen unter diesen Verhältnissen nicht nachweisen."

Danach muss das Molekulargewicht des Amylodextrins ein sehr hohes sein. Die unrichtigen Resultate von BROWN und MORRIS sind leicht dadurch zu erklären, dass diese Forscher ein Amylodextrin benutzten, welches noch Spuren von Dextrose, vielleicht auch Dextrin oder andere Verunreinigungen enthielt.

Verhalten der Amylodextrinlösung gegen Jod. In seiner ersten Mitteilung über das Amylodextrin (II, p. 859) sagt MUSCULUS, dass sich die Lösung desselben mit Jod weinrot färbe.

W. NÄGELI befasst sich (I, S. 62) sehr eingehend mit der Jodfärbung und hebt besonders die Wichtigkeit der Anwendung von Jodkrystallen als Reagens hervor. Ueber die Färbungen, welche die Lösungen des Amylodextrins annehmen, wenn man Jodkrystalle mit den Lösungen schüttelt, macht er verschiedene Angaben, indem er auch sein noch mit Stärke verunreinigtes, sich mit Jod mehr blau färbendes Amylodextrin mit in das Bereich seiner Untersuchung zieht, da er meint, es existierten zwei Modifikationen des Amylodextrins, von denen sich eine mehr violett, die andere mehr rot färbe (I, S. 71). Es gelang aber W. NÄGELI schon, eine Portion Amylodextrin darzustellen, welche sich mit Jod rein rot färbte. Er verfuhr dabei so (II, S. 66), dass er zu einer Lösung von Amylodextrin, welche sich mit Jod violett färbte, eine grössere Menge essigsaures Natrium setzte und dann etwas Jod in Krystallen hinzufügte. Von dem entstandenen Niederschlag wurde abfiltriert und zu der Lösung wieder etwas Jod gebracht. Dies wiederholte er fünfmal. Dann wurde die Lösung rot mit Jod. Die filtrierte Lösung wurde mit Alkohol gefällt, der Niederschlag wurde gelöst und die Lösung zum Gefrieren gebracht. Es schied sich so Amylodextrin aus, welches sich nur rot mit Jod färbte.

Diese Reinigung beruht, wie ich bemerken will, darauf, dass die Amylosetröpfchen das Jod zuerst an sich reissen und dass die gefärbten Tröpfchen in Salzlösungen sich zusammenballen. Setzt man also wenig Jod auf einmal zu, so wird dieses fast allein von der Stärke an sich gerissen, und die entstandene

Digitized by Google

Amylose-Jodlösung fällt aus. Ist die Amylose gefällt, so scheidet sich bei weiterem Jodzusatze auch das Amylodextrin aus.

Musculus hat dann in seiner letzten Mitteilung über diesen Gegenstand (VIII, S. 496) gesagt: „Mit Jod färbt sich eine verdünnte Lösung rein rot, eine konzentrierte rein blau. Enthält die krystallisierte lösliche Stärke (das Amylodextrin) auch nur geringe Mengen der amorphen Modifikation (Amylose), so färbt sich eine verdünnte Lösung derselben violett bis blau."

Brown und Morris (II, S. 452) geben in richtiger Weise an, dass sich die Lösung mit Jod rotbraun färbt.

Ich habe eine Reihe von Versuchen über die Jodfärbung angestellt. Die Experimente wurden so ausgeführt, dass stets 5 ccm einer Lösung von Amylodextrin mit fein zerriebenem, mit Wasser gewaschenem Jod im Ueberschusse geschüttelt wurden und zwar in einem 13 mm weiten Reagensglase, welches mit einem Stöpsel verschlossen wurde. Es wurde so lange geschüttelt, als noch auffällige Zunahme der Intensität der Färbung eintrat. Bei öfterem Umschütteln war dieser Zustand nach etwa 40 Minuten erreicht. Schon eine Lösung von 1 Amylodextrin auf 100000 Wasser färbt sich mit Jod auf diese Weise deutlich dunklerer als gleich lange mit Jod geschütteltes Wasser, und zwar etwas rotbraun. Eine Lösung von 1 Amylodextrin : 6000 Wasser färbt sich schon so dunkel rotbraun mit Jod, dass man kaum durch eine 13 mm dicke Schicht noch Druckschrift lesen kann. Eine Lösnng von 1 : 1000 nimmt mit einem Jodüberschusse eine so intensiv rotbraune Farbe an, dass die Lösung im Reagensglase völlig undurchsichtig erscheint.

Giesst man die mit Jod gesättigte Lösung von dem Jod ab und erwärmt sie im geschlossenen Glase, so wird sie hellgelb, beim Abkühlen wieder rotbraun, ohne dass eine Blaufärbung oder Violettfärbung zum Vorschein kommt. Tritt beim Abkühlen vorübergehend eine weinrote Färbung auf, so ist auch dieses noch ein Zeichen für das Vorhandensein von Amylose im Präparate.

Schüttelt man 5 ccm einer mit Jod gesättigten Lösung des Amylodextrins, welche in 3500 Teilen 1 Teil Amylodextrin enthält, mit 2,5 ccm Chloroform, so wird die Lösung teilweise entfärbt, sie bleibt etwas schwächer braunrot gefärbt, als das Chloroform violettrot wird. Das Jod geht teilweise in das Chloroform über. Schüttelt man nochmals, nachdem das mit Jod gesättigte Chloroform entfernt ist, die Lösung mit 2,5 ccm Chloroform, so wird die Lösung ebenfalls farblos wie mit Chloroform geschütteltes Jodwasser. Das Chloroform ist kaum halb so stark gefärbt wie bei der ersten Ausschüttelung. Schüttelt man eine wässrige Jodlösung in gleicher Weise mit Chloroform, so wird sie fast farblos, das Chloroform färbt sich violettrot, und zwar nur etwas weniger dunkel als das Chloroform, welches mit der Amylodextrinlösung geschüttelt wurde. Ganz gleich wie Jodwasser verhält sich eine Lösung von 0,1 Dextrin in 5 ccm Wasser, welche mit Jod gesättigt ist. Eine Lösung von 1 Amylodextrin in 200 Wasser erscheint, wenn sie durch halbstündliches Schütteln mit einem Jodüberschuss gesättigt ist, sehr dunkel rotbraun, völlig undurchsichtig. Schüttelt man 5 ccm dieser Lösung mit 2,5 ccm reinem, alkoholfreiem Chloroform, so erscheint das Chloroform viel dunkler violett als das mit Jodwasser geschüttelte. Die darüberstehende Amylodextrinlösung ist noch vollkommen undurchsichtig dunkelrot. Setzt man nochmals 2,5 ccm Chloroform zu und schüttelt aus, so färbt sich das

Digitized by Google

Chloroform etwas weniger dunkel, als wenn man es mit Jodwasser schüttelt, und die überstehende Lösung erscheint ganz hell braunrot gefärbt. Schüttelt man zum dritten Male mit 2,5 ccm Chloroform, so wird die Amylodextrinlösung völlig entfärbt, das Chloroform färbt sich nur noch sehr schwach.

Daraus geht hervor: 1) dass schon die Lösung von 1 : 250 Amylodextrin mindestens doppelt so viel Jod gelöst enthält als Jodwasser; 2) dass eine Lösung einer gewissen Quantität Jod in einer Lösung von Amylodextrin 1 : 250 viel intensiver gefärbt ist als eine Lösung von der gleichen Quantität Jod in Chloroform; 3) dass sich einer Lösung von Amylodextrin das Jod völlig durch Chloroform in der Kälte entziehen lässt.

Sättigt man eine Amylodextrinlösung 1 : 1000 mit Jod und setzt ihr ein gleiches Volumen einer gesättigten Lösung von essigsaurem Natrium hinzu, so färbt sich die Lösung sofort intensiv violett und erscheint dabei anfangs völlig klar. Die Lösung unterscheidet sich aber schon dadurch auffallend von der roten Lösung, dass das Jod aus ihr nicht so leicht, sondern erst nach 10 Minuten langem Schütteln durch Chloroform auszuziehen ist. Nach längerem Stehen bildet sich in der Lösung ein blauer Niederschlag.

Aehnlich wie essigsaures Natrium verhalten sich, wie W. NÄGELI schon angiebt, Schwefelsäure, Salzsäure, Chlornatrium, Chlorbaryum, schwefelsaures Magnesium, schwefelsaures Aluminium. Sie veranlassen eine Ausfällung des Amylodextrins, wenn Jod zugleich vorhanden ist. Ich habe diese Substanzen nicht weiter in dieser Richtung geprüft.

Unter den oben für essigsaures Natrium angegebenen Verhältnissen veranlassen die Salzlösungen, welche Amylodextrin leichter aufnehmen als Wasser, keine Bläuung der Lösung (gesättigte essigsaure Natriumlösung löst, wie es scheint, nicht leichter als Wasser das Amylodextrin, vielleicht sogar weniger leicht). Setzt man zu 1 ccm der mit Jod gefärbten Lösung des Amylodextrins, die sogar Jod im Ueberschuss enthalten kann, 1 g Calciumchlorid, so bleibt die Lösung rot, sie bleibt selbst rot, wenn man einen Ueberschuss von Chlorcalcium in die Lösung bringt. Ebenso verhält sich salpetersaures Calcium.

Verhalten der Amylodextrinlösung gegen Bleiessig, Tanninlösung und Barytwasser. WALTER NÄGELI giebt an, dass Bleiessig selbst konzentrierte Lösungen von Amylodextrin nicht trübe (I, S. 41), dass Barytwasser (I, S. 40) eine bedeutende Trübung veranlasse, „welche aber jedenfalls nicht dem Gehalte der Lösung an Substanz entspreche", und dass Gerbsäurelösung das Amylodextrin nicht fälle (I, S. 40).

Folgende Beobachtungen von mir bestätigen im wesentlichen NÄGELIS Angaben, nur ist zu bemerken, dass Barytwasser das reine Amylodextrin recht vollständig aus seinen Lösungen fällt.

Bleiessig erzeugte in einer 6-proz. Lösung keinen Niederschlag, wenn man zu 2 ccm tropfenweise und unter Umschütteln nach und nach bis zum gleichen Volumen Bleiessig zusetzte. Tanninlösung (1 g Tannin + 100 g Wasser) erzeugt in einer 5-proz. Lösung des reinen Amylodextrins keine Fällung, weder bei geringem Zusatz, noch beim Zusetzen eines Ueberschusses. Giebt man zu 1 ccm der 5-proz. Lösung 2 ccm Tanninlösung, erwärmt dann auf etwa 80° und kühlt dann wieder auf 10° ab, so entsteht ein Niederschlag. Giesst man die Flüssigkeit von dem Niederschlag ab, wäscht ihn etwas aus, löst ihn in heissem

Digitized by Google

Wasser und setzt festes Jod im Ueberschusse zu, so dass die Gerbsäure zerstört wird, so erhält man schliesslich eine tief rotbraune Lösung. (Amylose giebt unter denselben Verhältnissen eine blaue Flüssigkeit!) Barytwasser erzeugt in einer 5-proz. Lösung von Amylodextrin sofort einen starken Niederschlag, wenn man das Reagens im Ueberschusse zusetzt. In einer 1-proz. Amylodextrinlösung erzeugt Barytwasser anfangs nur eine Trübung; beim Stehen der Lösung im verschlossenen Glase fällt jedoch nach und nach ein Niederschlag.

Verhalten des Amylodextrins gegen Malzauszug. Brown und Morris (I, 1889, S. 456) haben festgestellt, dass Amylodextrin vollkommen in Maltose verwandelt wird, wenn ungefähr 7 g Amylodextrin, in 100 ccm Wasser gelöst, mit wenig Diastase 60 Minuten auf 55° erwärmt werden. Sie schlossen diese Umwandlung aus spezifischer Drehung und Reduktionsvermögen des Inversionsproduktes.

Brown und Morris fanden, als sie lösliche Stärke und Amylodextrin in der Kälte mit Diastase unter gleichen Bedingungen (die sie nicht weiter angeben) behandelten, folgende spezifischen Drehungen der Inversionsprodukte:

Zeit in Minuten	Lösliche Stärke		Amylodextrin	
	$(\alpha)_j$ 3,86	Abnahme für 1 Minute	$(\alpha)_j$ 3,86	Abnahme für 1 Minute
—	215,0	12,8	205,3	15
1	202,2	3,4	190,3	2,3
5	185,2	4,3	178,7	2,7
10	163,9	0,4	165,1	2,3
15	161,7	0,0	153,5	0,6
20	161,7	0,0	150,5	0,0
36	161,7	0,0	150,5	0,0
60	161,7		150,5	

Einigen Aufschluss über die aus reinem Amylodextrin entstehenden Körper giebt folgender, von mir angestellter Versuch:

5,434 g Amylodextrin wurden mit einer verdünnten, bei 55° hergestellten Lösung Lintner'scher Diastase auf 100 ccm Lösung gebracht. Diese Lösung wurde so lange auf 55° erwärmt, bis sich dieselbe mit Jodjodkalium nicht im geringsten mehr rot färbte. Nach 60 Minuten war dieser Punkt erreicht.

Die filtrierte Lösung ergab $(\alpha)_D = + 165{,}2°$ für die Trockensubstanz und $(R)_d = 27{,}6$. Als die Lösung mit Alkohol versetzt wurde, entstand ein reichlicher Niederschlag vom Aussehen des Dextrins. Daraus geht mit Sicherheit hervor, dass neben Maltose oder Isomaltose auch noch Dextrin aus dem Amylodextrin entstanden war. Ein Gemisch von Dextrin und Isomaltose, zu gleichen Teilen, hätte ungefähr für $(\alpha)_D$ 166°, für $(R)_d$ 29,5 ergeben müssen. Die Zuckerbestimmung war mit 25 ccm der 10fach verdünnten invertierten Lösung angestellt worden; diese schieden 0,066 g Cu aus, während 0,07 g hätten ausgeschieden werden müssen.

Der Niederschlag, welcher in der invertierten Lösung durch Zusatz von Alkohol entstanden war, wurde nochmals in Wasser gelöst, durch heissen Alkohol gefällt und wieder mit Wasser aufgenommen. $(\alpha)_D$ war für die Trockensubstanz dieser Lösung jetzt $= + 176°$. Es zeigte sich also, dass hier ein Gemenge vorlag, dessen in Alkohol schwerer löslicher Anteil stärker drehte als der leichter lösliche. Es würde die Drehung,

Digitized by Google

wenn meine Hypothese richtig ist, aussagen, dass etwa 2 Teile Dextrin und 1 Teil Isomaltose im Niederschlage enthalten waren.

Brown und Morris fanden (I, S. 454), dass das Amylodextrin sehr langsam durch Pergamentpapier hindurchgeht. Durch 150 qcm Papier wanderten aus 150 ccm einer Lösung, welche ungefähr 14 Proz. nicht völlig reines Amylodextrin enthielt, in 5 Tagen, bei fünfmaligem Wechsel des Wassers 2,7 g unreines Amylodextrin.

Nach denselben Autoren (I, 1889, S. 453) ist Amylodextrin für Saccharomyces cerevisiae unvergärbar.

Das Dextrin.

Vauquelin (Expériences comparatives sur la sucre, la gomme et la sucre de lait; Bulletin de Pharmacie, T. 3, p. 50; 1811), Lassaigne (1819), Couverchel (1821), Robiquet (1822) hatten schon gezeigt, dass die Stärke beim Erhitzen für sich in eine in Wasser lösliche Substanz übergeht, die sie Stärkemehlgummi nannten.

Kirchhoff (1811; Schweigers Journal, IV, 108), Vogel (1821; ebenda, V, 80), de Saussure (1814), Couverchel (1819) fanden, dass das Stärkemehl durch verdünnte Säuren in sog. Gummi und in Traubenzucker übergeht, und Kirchhoff findet, dass gekeimte Gerste ähnliche Veränderungen in der Stärkesubstanz hervorruft.

Raspail erhitzte (1825) Stärkemehl auf einer eisernen Platte und untersuchte dasselbe dann. Er schloss aus dem Resultate der Untersuchung dieses gänzlich veränderten Stärkemehls, dass dasselbe aus einer „Hülle" und einer Art im Wasser löslichen Gummis bestehe, welches von dieser Hülle umschlossen würde und nach Sprengung derselben in Lösung gebracht werden könne. Dasselbe Gummi glaubten auch Biot et Persoz 1833 (I) durch Erhitzen von 500 g Stärkemehl mit 120 g konz. Schwefelsäure und 1390 g Wasser bis 100° C erhalten zu haben, und sie sprachen die in Rede stehende Substanz als die von den Häuten befreite Substanz des Stärkemehls an. Sie nannten die Substanz, welche sie durch wiederholtes Fällen mit Alkohol von Säure befreit hatten, Dextrine wegen der energischen Rechtsdrehung, welche die Lösung der Substanz auf die Ebene des polarisierten Lichtes ausübt. Dieses Dextrin ist wohl ein dem Gummi Raspails sehr ähnliches Gemisch, und Béchamp (N. Ann. Phys. Chim. 48, 461) wird wohl Recht haben, wenn er es als identisch mit seinem löslichen Stärkemehl erklärt.

Payen et Persoz (I, 1833) erkannten bald, dass das „dextrine brute", welches sie durch Einwirkung von Diastase auf Stärke erhalten hatten, aus mehreren Substanzen bestehe („l'une insoluble à froid, soluble à chaud, colorable par l'iode, identique avec la matière intérieure de la fécule; la deuxième soluble à froid et à chaud dans l'eau et l'alcool faible, non colorable par l'iode, analogue à la gomme; la troisième est un sucre etc. —"), und dass Gummi und Zucker aus der ersteren Substanz entstehen.

Guérin-Vary hat 1835 (Mémoire concernant l'action de la diastase sur l'amidon de pomme de terre; Annales de Chimie et de Physique, T. 60, p. 32—78) seine fast stärke- und zuckerfreie Substanz, welche er mittelst Diastase und Stärke erhielt, wieder „matière gommeuse" genannt.

Digitized by Google

PAYEN nennt 1836 (II, S. 372) dagegen das mittels Diastase bereitete, durch zehnmaliges Fällen mit Alhohol von Zucker gereinigte Inversionsprodukt der Stärke „dextrine pure“ (welches jedoch wohl, nach seinen Angaben, noch Stärke und Amylodextrin enthalten hat) zum Unterschiede von den technischen Dextrinen, von dem „l'amidon dissous par divers agens“, welche er alle „dextrine“ nannte.

BÉCHAMP (I, 1856) veränderte den Begriff des Dextrins weiter dahin, dass er Lösungen der Stärkesubstanz (die sich gelöst nur durch die Löslichkeit von der festen Substanz der Stärkekörner unterscheiden sollte), auch die sich noch mit Jod blau färbenden, rohen Inversionsprodukte nicht als Dextrin, sondern als „fécule soluble“ bezeichnete. Dextrin waren ihm die sich mit Jod nur noch rot färbenden Inversionsprodukte der Stärke.

Zehn Jahre später musste NASSE (I, 1866) wiederum betonen, dass die durch Jod eintretende violette Färbung des „Dextrins“ davon herrühre, dass ihm Amidulin (Amylose) beigemischt sei. Den Namen Dextrin gebraucht er im BÉCHAMP'schen Sinne, während er für das durch MUSCULUS zuerst entdeckte mit Jod sich nicht färbende Dextrin (ebenfalls ein Gemisch von Inversionsprodukten) den neuen Namen „Dextrinogen“ bildet.

MUSCULUS, dem wir die grössten Fortschritte auf dem Gebiete der Kenntnis der Inversionsprodukte der Stärke verdanken, hat die Nomenklatur der Inversionsprodukte am wenigsten gefördert. Er weiss schon 1860 (I), dass ein sich mit Jod nicht färbender gummiartiger Körper durch Einwirkung von Diastase und verdünnter Säure aus der Stärke entsteht, bezeichnet denselben, den er nicht isoliert, aber weiter als Dextrin. Im Jahre 1869 (V) hält er noch daran fest, dass man auch das Umwandlungsprodukt, welches sich mit Jod noch rotviolett oder violett färbe, Dextrin nenne, und bezeichnet als „unlösliches Dextrin“ ein unreines Inversionsprodukt, welches er durch Behandlung von Stärkemehl bei 100° mit 90-proz. Essigsäure erhielt. Es enthielt schon viel des „dextrine insoluble dans l'eau“, welches er 1870 beschrieb (II; Comptes rendus, T. 70, p. 857). Letzterer Körper war der Hauptsache nach das von WALTER NÄGELI (I, 1874), von mir und zuletzt von BROWN und MORRIS (I, 1889) dargestellte Amylodextrin, welches MUSCULUS dann nochmals 1874 (VI) unter dem Namen „amidon soluble“ schilderte.

BRÜCKE bekennt sich in einer Arbeit, welche die Stärkefrage sonst nicht fördert, zur Ansicht NASSES, erkennt kein sich blau oder violett färbendes Dextrin mehr an, legt (1872, Sitzungsberichte der k. k. Akademie der Wissensch. zu Wien Bd. 65, III. Abt. Aprilheft) dem sich mit Jod nicht färbenden Dextrin NASSES, dem „Dextrinogen“ NASSES, den Namen Achroodextrin bei und tauft das sich mit Jod rot färbende „Dextrin“ NASSES, Erythrodextrin. Er verengt den Inhalt des Begriffs „Dextrin“ eigentlich nicht, wohl aber präzisiert er ihn.

Was BRÜCKE selbst als Erythrodextrin bezeichnete, stellte er aus einem Stärkeinversionsprodukte her, welches er durch Befeuchten der Stärkekörner mit Salpetersäure und Rösten der Stärkekörner erhalten hatte. Er löste dasselbe in Wasser, entfernte die Stärkesubstanz durch Alkoholfällung, kochte die sich mit Jod rot färbende Fraktion mit Kupferoxyd und Kalilauge und fällte mit Alkohol. Er hatte also dann ein ganz unreines Produkt (Gemisch von oxydiertem

Digitized by Google

Amylodextrin, Dextrin etc.) in den Händen. Er versuchte den Körper ebensowenig rein darzustellen wie das Achroodextrin.

Die Namen Achroodextrin und Erythrodextrin bürgerten sich danach ein und bezeichneten nun thatsächlich beliebige gummiähnliche Fraktionen der Stärkeinversionsprodukte, welche aus verschiedenen Körpern gemischt waren, sich aber nicht blau, sondern nur rot oder nicht mit Jod färbten. MUSCULUS und GRUBER (Zeitschrift für physiolog. Chemie, Bd. 2, S. 184, 1878/79) haben z. B. 3 Achroodextrine durch verschieden lange und durchgreifende Behandlung von Stärke mit Malzdiastase, nachheriger Vergärung und Fällung mit Alkohol, ohne weitere Reinigung, hergestellt. Es ist selbstverständlich, dass diese Dextrine mit Isomaltose und Maltose verunreinigt sein mussten, und sich deshalb auch verschieden gegen Diastase verhalten mussten. Die unreinen Achroodextrine drehten und reduzierten folgendermassen:

Dextrin I (Achroodextrin α)	$(\alpha)_D = 189{,}4.$	$(R)_d = 12$
„ II	„ $= 179{,}5.$	„ $= 12$
„ III (Achroodextrin β)	„ $= 171{,}3.$	„ $= 12$

Ferner gewannen die Autoren noch ein Achroodextrin γ, welches die Konstanten $(\alpha)_D = 135$, $(R)_d = 28$ zeigte, in ähnlicher Weise aus Stärkekleister durch Behandlung desselben mit Diastase bei gewöhnlicher Temperatur während eines Jahres; es war wahrscheinlich eine mit Maltose verunreinigte Isomaltose. Aehnliches gilt von den 4 Dextrinen O'SULLIVANS (Journ. Chem. Soc. (2) 35, 70). Ausserdem stellten sie ein Erythrodextrin von ähnlicher Reinheit dar.

BROWN und HERON (III, S. 233) vermuteten 1879 die Existenz von 2 Erythrodextrinen und 7 Achroodextrinen, hatten aber keines derselben dargestellt.

Im Jahre 1880 habe ich (XI) dann den Satz aufgestellt, dass die Erythrodextrine von BRÜCKE, BONDONNEAU, MUSCULUS, BROWN und HERON Gemische seien, welche ihre Eigenschaft, sich mit Jod rot zu färben, dem Gehalte an Amylodextrin verdanken. Da mir im Laboratorium von MUSCULUS Amylodextrin und Erythrodextrin zur Verfügung stand, so konnte ich mich leicht überzeugen, dass man „Erythrodextrine" aus Achroodextrinen herstellen kann, wenn man ihnen krystallisiertes Amylodextrin in Spuren zusetzt, und konnte ich aus Erythrodextrinen auch Amylodextrin darstellen. Was ich bei späteren Arbeiten beobachtete, hat mich in meiner Auffassung der Erythrodextrine nur bestärkt. Es wurde also dadurch der Name Erythrodextrin vorläufig frei, und das Achroodextrin musste wieder einfach als Dextrin bezeichnet werden. Würde dieser Satz anerkannt worden sein, so würden von 1880 an als Dextrine nur solche Körper zu bezeichnen gewesen sein, welche aus Stärke durch Einwirkung von Säuren oder Malzauszug entstehen, sich durch Jod weder blau noch rot färben und weder Maltose noch Traubenzucker sind oder enthalten. Jetzt, nach der Entdeckung der Isomaltose, hätte man auch die Isomaltose noch ausschliessend erwähnen müssen. Mein völlig berechtigter Einwand gegen die Einheitlichkeit der Erythrodextrine wurde jedoch nicht genügend beachtet; auch darauf, dass ausser der Maltose kein Produkt besser charakterisiert war als das Amylodextrin, wurde keine Rücksicht genommen. 1885 (VI, S. 124) haben BROWN und MORRIS eine Reihe anderer hypothetischer Dextrine aufgestellt zu gunsten des von ihnen aufgefundenen Maltodextrins, über welches bei der Isomaltose berichtet wird.

Digitized by Google

Die eigentümliche Thatsache, welche BROWN und HERON 1879 bekannt machten, dass alle mit Malzauszug bei über 40° in kürzerer Zeit dargestellten Inversionsprodukte nach Drehung und Reduktion als zusammengesetzt nur aus Maltose und einem Körper von der Drehung $(\alpha)_{j\,3,86} = 215{,}9°$ (ungefähr $(\alpha)_{D\,3,86} = 194{,}8$) und der Reduktion 0 angesehen werden können, sprach nur dafür, dass neben dem Amylodextrin $[(\alpha)_D = 194, (R)_d = 6{,}6]$ und der Maltose nur noch ein nicht oder wenig reduzierendes Dextrin vorkomme.

Auch erhielten BROWN und MORRIS (1885, VI, S. 109) ein Produkt von ähnlicher spezifischer Drehung in folgender Weise. Die Autoren behandelten Kleister kurze Zeit bei einer Temperatur zwischen 40° und 60° mit Malzauszug und fällten das Gemisch von Dextrin, Isomaltose und Maltose, welches sie so erhielten, mit 60-proz. Alkohol, reinigten es (die Fällung) mit 60-proz. Alkohol weiter und erwärmten es schliesslich zur Entfernung der Maltose mit einem Gemische von Cyanquecksilber und Natriumhydroxyd. Nach Entfernung des Quecksilbers blieb ein Produkt von der spezifischen Drehung $(\alpha)_{j\,3,86} = 215{,}9°$ (ungefähr $(\alpha)_D = 194{,}8$ *), welche FEHLINGS Lösung nicht reduzierte. BROWN und MORRIS haben nicht nachgewiesen, dass das Produkt einheitlich ist, halten es sogar selbst für ein noch etwas unreines Gemisch verschiedener polymerer Dextrine von der spezifischen Drehung $(\alpha)_j$ 216 (nach dem Verhältnis $24 : 21{,}5 = (\alpha)_j : (\alpha)_D$ und einer Korrektur von + 3 Proz., welche durch die falsche Konzentrationsbestimmung mittelst des Faktors 3,86 bedingt wird, würde sich $(\alpha)_D$ absolut = 200,6 berechnen; ohne letztere Korrektur 194,8). Es ist wohl sicher noch ein unreines Produkt und ein Derivat des Dextrins, welches durch Oxydation des Dextrins entstand.

Ich habe nun im Jahre 1885 versucht, aus den Säureinversionsprodukten der Stärke ein reines Dextrin meiner Definition zu isolieren, um dessen Eigenschaften festzustellen. Ich will mit dieser Angabe der Jahreszahl keine Prioritätsansprüche begründen, nur zeigen, dass LINTNER und ich auf verschiedenen Wegen und von verschiedenem Materiale aus zu ähnlichen Resultaten gekommen sind.

Darstellung eines Dextrins, dessen Drehungsvermögen $(\alpha)_D = 192$, $(R)_d = 10$ ist, durch Säure.

Wenn man annimmt, dass das Dextrin nicht reduziert, dass demselben noch Dextrose beigemengt war, so müsste $(\alpha)_D$ für das Dextrin ungefähr 206 sein.

Versuch 1. 1000 g Wasser, 250 g Reisstärke, 10 g Oxalsäure wurden 1,5 Stunden in einem Bade von siedender Kochsalzlösung zum Kochen erhitzt. Es wurde die Lösung von dem noch unveränderten Teile der Stärke abfiltriert. Das Filtrat wurde gefrieren gelassen, um die Stärkesubstanz und das Amylodextrin möglichst abzuscheiden, und nach dem Auftauen abermals filtriert. Das Filtrat wurde mit Alkohol gefällt.

Die Fällung, das rohe Dextrin, wurde in Wasser gelöst, mit 1 g Oxalsäure versetzt und wiederum so lange im Salzbade gekocht, bis sich die Lösung mit Jod nur noch dunkel gelb färbte.

*) WILSON (Chem. News, Vol. 65, 1872, p. 169) fand übrigens, dass das Drehungsvermögen des Dextrins bei der so ausgeführten Oxydation etwas abnimmt.

Digitized by Google

Diese Lösung, welche nur noch Spuren von Amylodextrin enthalten konnte, wurde nun zur Gewinnung des Dextrins benutzt. Sie wurde zum Sieden erhitzt, und dann wurde 80-proz. Alkohol zur kochenden Lösung zugefügt, bis ein Niederschlag entstand. Nach dem Erkalten der Mischung wurde der Niederschlag in Wasser gelöst, mit Calciumcarbonat neutralisiert, filtriert und abermals siedend mit siedendem 80-proz. Alkohol gefällt. Diese Fällung wurde noch 5mal wiederholt.

Das Produkt wurde hierauf untersucht und ergab:

$$(\alpha)_D = 194{,}8 \text{ bei } 17{,}5^\circ$$
$$(R)_d = 8{,}7$$

Da es sich mit Jod noch bräunlich färbte, enthielt es noch etwas Amylodextrin.

Das Produkt wurde nun noch dreimal mit Alkohol verschiedener Stärke gefällt und hierauf wieder untersucht. Es war jetzt

$$\alpha = 34{,}2^\circ$$
$$l = 2$$
$$t = 16$$
$$c = 8{,}72 \text{ (bei } 110^\circ \text{ getrocknet).}$$
$$(\alpha)_D = \frac{100\,\alpha}{l \cdot c} = 196{,}1$$
$$(R)_d = 7{,}6.$$

Da hier noch etwas Amylodextrin vorhanden war, wurde ein weiterer Versuch zur Gewinnung eines mit Jod sich absolut nicht mehr färbenden Dextrins gemacht.

Versuch 2. 1 kg Reisstärke wurde behandelt, wie oben angegeben. Als die erste Alkoholfällung erfolgt war, wurde der Niederschlag, welcher aus dem Dextrin mit etwas Stärkesubstanz, Amylodextrin und Zucker bestehen musste (er färbte sich violett mit Jod), in 400 ccm Wasser gelöst und mit 2 g Oxalsäure im Wasserbade erhitzt, bis die Lösung sich nicht mehr rot mit Jod färbte, was etwa nach 15 Stunden erfolgte. Die Lösung wurde dann mit etwas Alkohol versetzt, um mit dem entstehenden Niederschlage die letzten Spuren von Amylodextrin zu entfernen. Die Lösung wurde mit dem 10-fachen Volumen 90-proz. Weingeist versetzt und eine Nacht beiseite gestellt. Der Niederschlag wurde in Wasser gelöst und mit Calciumkarbonat neutralisiert; dann wurde filtriert und einmal die heisse Lösung mit siedendem Alkohol gefällt. Der Niederschlag wurde in Wasser gelöst, die Lösung mit Knochenkohle entfärbt und nochmals gefällt.

Das so erhaltene Produkt wurde nun 10mal mit ungefähr 70—80-proz. siedenden Alkohol gefällt, um den Zucker möglichst zu entfernen.

Die Drehung des auf diese Weise erhaltenen Dextrins betrug $(\alpha)_D = 190$.

Das Dextrin wurde nochmals 3mal gefällt und Drehung und Reduktion hierauf bestimmt:

$$c = 20{,}06$$
$$\alpha = 77{,}6$$
$$l = 2$$
$$t = 23^\circ$$
$$(\alpha)_D = 193{,}4$$
$$(R)_d = 11$$

Digitized by Google

Dasselbe Dextrin drehte, als es einer weiteren Fällung mit schwächerem Alkohol unterworfen worden war, welche nur 50 Proz. Ausbeute des Ausgangsmaterials lieferte:

$$\alpha = 38^\circ$$
$$l = 2$$
$$c = 9{,}89$$
$$t = 18^\circ\,C$$
$$(\alpha)_D = 191{,}7$$

und reduzierte

$$(R)_d = 11$$

Nach nochmaliger gleicher Behandlung mit stärkerem Alkohol erhielt ich folgende Zahlen:

$$\alpha = 44{,}4$$
$$l = 2$$
$$c = 11{,}7$$
$$t = 21^\circ$$
$$(\alpha)_D = 190$$
$$(R)_d = 10{,}8$$

Eine in verdünntem Alkohol durchgeführte Fällung, von welcher Mutterlauge und Ausgefälltes geprüft wurden, gab fast die gleichen Zahlen. Es scheint danach hier ein ziemlich reines Produkt vorzuliegen. Weitere Untersuchungen konnte ich nicht vornehmen, da die Menge des Produktes nun zu sehr abgenommen hatte.

Von der im Jahre 1885 dargestellten Substanz habe ich dann 1894 eine Molekulargewichtsbestimmung vornehmen lassen*):

0,6220 g Dextrin erniedrigten den Gefrierpunkt von 10 g Wasser um 0,096°; hieraus berechnet sich $m = 1223$. Da die Unsicherheit in der Temperaturmessung 0,002 wahrscheinlich nicht übersteigt, so wäre $m = 1223 \pm 25$.

Die Zahl wird ein wenig zu niedrig sein, da zur Darstellung des Dextrins gewöhnliche Glasgefässe benutzt worden waren und ein noch so geringer Aschengehalt die Zahl sogleich sehr stark herabdrückt.

Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass es nur ein einziges Dextrin in unserem Sinne giebt, und dass dieses Dextrin, verunreinigt mit Maltose und Isomaltose, event. Dextrose, die schwächer drehenden und stärker reduzierenden Dextrine der Autoren bildet.

Das trockene Dextrin ist farblos, dem arabischen Gummi im Aussehen ähnlich, im Wasser leicht löslich, pulverisiert ist es von weisser Farbe.

Alkohol fällt aus Lösungen dieses Dextrins stets in mehr oder weniger wasserhaltigen Tröpfchen aus, die zu einem Syrup zusammenfliessen oder auch erstarren können. Gerade diese Eigenschaft des Dextrins macht dessen Reinigung so schwierig. Ich bin der Ueberzeugung, dass man das Dextrin durch Lösen in möglichst hochprozentigem siedenden Alkohol und durch langes Kochen als Anhydrid zur Krystallisation bringen kann, ebenso wie das Lactosin, doch ist mir der Versuch nicht gelungen. Das Dextrin löst sich in Alkohol schwerer als Maltose und, wie es scheint, Isomaltose, und leichter als Amylodextrin.

Bleiessig erzeugt in 10-proz. wässriger Lösung keinen Niederschlag.

*) Dieselben hatte Herr Privatdozent Dr. Küster die Liebenswürdigkeit auszuführen.

Digitized by Google

Baryumhydroxyd erzeugt in 10-proz. Lösung bei reichlichem Zusatz des Reagens einen Niederschlag.

Gerbsäure erzeugt keinen Niederschlag in 5-proz. Lösung [siehe auch die nur mit dem rohen Inversionsprodukt der Stärke, welches durch Bakterienzersetzung des Stärkekleisters entsteht, angestellten Versuche von GRIESSMEYER (II, S. 40)].

BARFOEDS Lösung (10 g krystallisiertes Kupferacetat, 150 g Wasser, 1,59 Eisessig) wird von Dextrin bei kurzem Aufkochen in einem Porzellanschälchen nicht reduziert, und setzt sich auch aus der kalten Lösung bei 2-stündigem bis 2-tägigem Stehen kein Kupferoxydul ab.

LINTNER und DÜLL haben im Jahre 1893 (III, S. 2544) zum ersten Male in sorgfältiger Weise die Darstellung von Dextrin versucht. Sie stellten ein „Erythrodextrin" dar in ähnlicher Weise wie das sogleich zu beschreibende Dextrin. Dasselbe zeigte die spez. Drehung $(\alpha)_D$ 196, die Reduktion 0,96—1,16 und das Molekulargewicht 5850. Augenscheinlich war es gummiartig, und es ist deshalb anzunehmen, dass es ein mit Dextrin verunreinigtes Amylodextrin war, welches sie in Händen hatten. Unerklärlich ist mir dabei nur das geringe Reduktionsvermögen des Produktes.

Ferner stellten sie ein Dextrin aus diastatischen Inversionsprodukten der Stärke her, welches dieselben Konstanten zeigte wie das eben beschriebene aus Säureinversionsprodukten von mir erhaltene.

Darstellung des Dextrins nach Lintner und Düll (III, 1893, S. 2542).

LINTNER und DÜLL verfuhren zur Darstellung des Rohproduktes, aus welchem sie Dextrin und Isomaltose abschieden, folgendermassen:

100 Teile Kartoffelstärke werden mit $2^1/_2$—3 Teilen feinen Luftmalzschrots vermengt und mit gleich viel Wasser von 60° zum Brei angerührt. Diesen Brei trägt man in 400 Teile nahezu zum Sieden erhitzten Wassers ein. Die Temperatur sinkt dabei auf die gewünschte Höhe von ungefähr 70° C. Man setzt dann, je nachdem man Amylodextrin oder Achroodextrin oder Isomaltose haben will, noch ungefähr 1—3 Teile Malzschrot zu und unterbricht zur geeigneten Zeit durch Aufkochen. Der erhaltene, filtrierte Sirup wurde heiss mit soviel Alkohol gesättigt, als er, ohne Dextrin auszuscheiden, aufnehmen konnte. Der alkoholgesättigte Sirup, welcher eine gewisse Dünnflüssigkeit besitzen musste, wurde dann unter Umrühren oder Umschütteln in eine bestimmte Menge heissen Spiritus von bestimmter Stärke gegossen, worauf man die Mischung unter wiederholtem Umschütteln erkalten liess. Man erzielte so zwei Fraktionen, von denen die eine in Lösung blieb, die andere sich als syrupöser Bodensatz ausschied. Die eine oder die andere oder auch beide Fraktionen wurden dann analysiert. Es zeigte sich nun, dass man bei der Fällung über eine gewisse Konzentration der Lösung und eine bestimmte Alkoholstärke nicht hinausgehen darf, wenn man in der Trennung fortschreiten will. Lässt man diese Vorsicht ausser acht, so kann man aus einem Sirup eine ganze Reihe von Fraktionen abspalten, welche alle die gleichen analytischen Daten ergeben und gleichwohl ein Gemenge

Digitized by Google

darstellen. Zur Entfärbung wurde Tierkohle angewendet. Das Achroodextrin speziell wurde auf folgende Weise erhalten:

„Der Sirup wird zunächst zur Entfernung von Erythrodextrin zwei- bis dreimal in 20—30-proz. Lösung mit 60—70-proz. Alkohol behandelt. Es hat sich nämlich wiederholt herausgestellt, dass, trotzdem eine Jodreaktion nach der Einwirkung der Diastase nicht mehr erhalten wurde, doch immer noch kleine Mengen von Erythrodextrin vorhanden waren, welche erst bei der Trennung der Reaktionsprodukte in die Erscheinung traten. Die Lösung von der Abscheidung des Erythrodextrins wird im Vakuumdestillierapparat zum Sirup eingedampft. Letzterer wird nun zunächst mit 90—85-proz. Alkohol in 20-proz. Lösung so lange behandelt, bis das Reduktionsvermögen der Auszüge (des in Lösung gebliebenen Anteils) auf etwa $(R)_m = 20$ gefallen ist. Nun fraktioniert man weiter mit 80-proz. Alkohol in 10-proz. Lösung, bis die Auszüge, welche mit fortschreitender Reinigung immer kleiner werden, die gleichen analytischen Daten geben, wie die Hauptfraktion."

Das so erhaltene Dextrin zeigte die Konstanten:

$(\alpha)_D$	$(R)_m$	Molekulargew.		ber. $(C^{12}H^{20}O^{10})^6 + H^2O$
191,6	10,3	1800	1963	1962
192,0	10,0	2100		
192,6	10,1	1990		

Bemerkt mag noch werden, dass der Schluss, den SCHIFFERER (I, 1892, S. 39) aus seinen Untersuchungen eines Inversionsproduktes, welches aus 500 g Stärke, 4 l Wasser und 0,416 g Diastase, bei 60—65° in 50 Minuten erhalten wurde, zog, dass das Achroodextrin ein spezifisches Rotationsvermögen von $(\alpha)_D = 189{,}99$ und ein Reduktionsvermögen von 12,523 Proz. (Maltose als 100 gesetzt) besitzt, nicht allzuschlecht mit dem Resultate von LINTNER und mir stimmt.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass nur ein Dextrin, nicht mehrere Dextrine meiner Definition aus Stärke bei Einwirkung verdünnter Säuren oder Malzauszug entstehen, doch ist mit Sicherheit noch keine Entscheidung in dieser Frage zu treffen. Immerhin sind wir, solange kein zweites Dextrin dargestellt worden ist, befugt, die wahrscheinlichere Annahme unseren Ueberlegungen über den Zerfall des Stärkemoleküls zu Grunde zu legen.

Von sonstigen Eigenschaften dieses Dextrins, wie man sie mit mehr oder weniger Sicherheit aus den in der Litteratur vorliegenden Angaben, auch solchen über die Eigenschaften des noch unreinen Dextrins, ableiten kann, ist noch folgendes zu erwähnen.

Das Osazon des Dextrins und das Dextrinphenylhydrazin.

Dass dem Dextrin an sich Reduktionsfähigkeit zukommt, habe ich nach meinen Untersuchungen nie bezweifeln können; lag doch die Analogie mit der Maltose nahe, fand ich doch selbst das Amylodextrin reduzierend, die so leicht Zucker bildende Stärkesubstanz dagegen ganz ohne Reduktionsvermögen. Auch bestärkte mich die Erfahrung, dass das von MUSCULUS und mir dargestellte synthetische Dextrin (1881) reduzierte, darin, anzunehmen, dass die reduzierende Gruppe der Dextrose bei der Kondensation nicht allen Dextroseresten verloren

Digitized by Google

gehe; auch sprach die längst bekannte Thatsache, dass die Dextrine durch Oxydationsmittel ihre Reduktionsfähigkeit verlieren und in saure Körper übergehen, dafür. Ich habe die Idee, Dextrinosazon darzustellen, nur aus Mangel an reinem Material früher aufgegeben.

Scheibler und Mittweiler (II, 1890, S. 3068) machten zuerst Versuche, aus einem anscheinend ziemlich zuckerfreien (Dextrose-, Maltose-, Isomaltose-freien) Inversionsprodukt der Stärke, welches seiner Darstellungsweise nach mindestens noch ein Gemisch von Amylodextrin und Dextrin sein musste, wahrscheinlich auch noch viel Amylose enthielt, ein Dextrin-Osazon und ein Dextrinphenylhydrazin darzustellen. Es ist durch diese Versuche nicht der sichere Beweis geliefert worden dafür, dass das „Dextrin" Osazone bilden kann, weil ja alle beobachteten Erscheinungen ebenso gut von dem Amylodextrin herrühren können, wie von dem Dextrin, und weil die Autoren gar nicht wissen können, was sie sonst noch in ihrem Gemengsel hatten. Dass Amylodextrin in dem Gemenge vorhanden war, geht aus einer Bemerkung der Autoren auf S. 3071 hervor. Auch ist die Behauptung Scheiblers, Phenylhydrazin löse Dextrin, nicht richtig, denn trockenes Phenylhydrazin löst trockenes reines Dextrin nicht; dagegen mischt sich eine Lösung des Dextrins mit Phenylhydrazin. Aus diesem Gemische könnte wohl auch einfach Dextrin in Tröpfchen ausfallen, wenn man Alkohol zusetzt, und diese Tröpfchen könnten wohl Phenylhydrazin einschliessen.

Von Scheibler und Mittweiler wurde Handelsdextrin durch Fällung mit Alkohol und durch Dialyse so weit gereinigt, dass es mit essigsaurem Phenylhydrazin „keine Abscheidung eines in Wasser bezw. in Dextrinlösung unlöslichen Osazons gab" (durch Gärung konnte die Reinigung nicht so weit getrieben werden), und dann noch zwei- bis dreimal mit Alkohol gefällt.

Dass sich ein Teil der im Gemisch enthaltenen Körper oder alle mit Phenylhydrazin zu verbinden vermögen, geht den Autoren aus folgenden Versuchen hervor: „Digerieren wir festes „Dextrin" mit überschüssigem Phenylhydrazin bei gewöhnlicher Temperatur, so wird in wenigen Stunden ein grosser Teil des Dextrins gelöst, während der Rest im Verlaufe von 1 oder 2 Tagen ebenfalls vollständig in Lösung geht. Lassen wir diese Lösung in starken Alkohol unter Umschütteln des letzteren einträufeln, so erhält man einen rein-weissen Niederschlag, welcher auf dem Filter mittels Alkohols und Aethers zur Befreiung von Phenylhydrazin vollständig ausgewaschen und dann im Vakuum oder bei 100° getrocknet, ein blendend weisses, sehr feines Pulver darstellt, das am Lichte nach einigen Tagen eine schwach gelbe Farbe annimmt. Es löst sich eben so leicht wie Dextrin in Wasser und wird durch abermalige Fällung der konzentrierten wässrigen Lösung mittels starken Alkohols in reinem (?) Zustande erhalten."

Wird das gefällte Dextrinphenylhydrazin mit Salzsäure zersetzt, so kann man daraus wieder Phenylhydrazin gewinnen. Speichel und Diastase wirken saccharifizierend. Fehlings Lösung wird beim Erwärmen reduziert. Es enthält im Mittel 1,02 Proz. Stickstoff.

Die Formel $C^{84}H^{142}O^{70} - N^2HC^6H^5$ erfordert 1,18 Proz.

$C^{120}H^{202}O^{100} - N^2HC^6H^5$ „ 0,84 „

Auch Osazon scheint aus einigen oder allen Bestandteilen des Gemenges

Digitized by Google

entstehen zu können. Das Gemisch wird in ungefähr der fünffachen Menge Wasser gelöst, mit der dem Gewichte der gelösten Substanz entsprechenden Menge Phenylhydrazin versetzt und nur so viel Essigsäure zugefügt, als zur Neutralisation der Base nötig ist. Diese Mischung erhitzt man auf dem Wasserbade ca. 2 Stunden lang. Hierauf wird die Reaktionsmasse in starken Alkohol gegossen, wobei sich ein hellgelb gefärbter Niederschlag bildet, welcher nach vollständigem Auswaschen mittels Alkohols und Aethers in wenig Wasser gelöst und wiederholt mit Alkohol gefällt wird.

Das Produkt enthielt 1,63 Proz. N. Je grösser die Einwirkungszeit war, je höher wurde der Stickstoffgehalt. Es ist also vermutlich ein Osazon entstanden, welches noch mit Dextrinphenylhydrazin gemischt ist.

Auch die Dextrine geben nach Lintner und Düll (III, 1893, S. 240) entsprechend ihrem Reduktionsvermögen Osazone, allein dieselben sind in Wasser sehr leicht löslich und konnten weder aus Wasser noch aus verdünntem Alkohol krystallisiert erhalten werden. Durch absoluten Alkohol werden sie aus ihrer wässrigen Lösung gefällt. Eine eigentümliche Erscheinung zeigen Lösungen, welche ungefähr gleiche Teile von Achroodextrin und Isomaltose enthalten. In diesem Falle scheiden sich beim Abkühlen die Osazone beider als gallertartige Masse aus, während in reinen Achroodextrinlösungen und in reinen Isomaltoselösungen eine Gallertbildung niemals stattfindet.

Verhalten des Dextrins gegen verdünnte Salzsäure.

Werden 2 g der Dextrine mit 200 ccm Wasser und 20 ccm Salzsäure von 1,125 spez. Gew. 3 Stunden lang am Rückflusskühler im Wasserbade bis auf 100° erhitzt, so gehen sie fast quantitativ in Dextrose über; als Zwischenprodukt wird auch hierbei Maltose entstehen.

Verhalten des Dextrins gegen Malzauszug.

Bezüglich des Verhaltens der Diastase zu dem Dextrin ist zu bemerken, dass Kjeldahl (I, S. 146) sicher nachgewiesen hat, dass es Achroodextrin giebt, welches von Diastase bei 57° nur sehr langsam angegriffen wird, auch wenn keine Maltose zugegen ist.

Brown und Heron haben jedoch gezeigt (1879, S. 224), dass die bei 50° durch Malzauszug aus Stärke entstehenden, sich mit Jod nicht färbenden „Dextrine“ schon in 14 Stunden bei 50° völlig in Maltose übergeführt werden, wenn man nochmals frischen Malzextrakt zufügt. Es braucht aber das Dextrin immerhin nach dem in Rede stehenden Versuche bei 50° etwa 30fach so viel Zeit zur Zersetzung als das Amylodextrin. Dextrose entsteht dabei anscheinend nicht direkt.

Verhalten des Dextrins gegen Hefe.

Bezüglich des Verhaltens der Dextrine gegen Hefe ist zuerst auf die Angaben von Barfoed (Journal für prakt. Chemie, Bd. 6, 334), dann auf die Angabe von Medicus und Immheiser (Zeitschr. f. analyt. Chemie, Bd. 30, 665—668) Rücksicht zu nehmen, welche aussagen, dass die Dextrine vergärbar seien, wenn man genügende Mengen von Presshefe, bei günstiger Temperatur

Digitized by Google

einwirken lässt. Bei allen diesen Versuchen ist selbstverständlich, wenn die Resultate brauchbar sein sollen, auf die Hefeart zu achten und auf die Bakterien, welche diese begleiten. Schon BROWN und MORRIS (1885, S. 128) haben einen entschiedenen Unterschied im Verhalten der verschiedenen Hefeformen gegen die Inversionsprodukte der Stärke konstatiert. Alle Dextrine scheinen jedoch von dem Saccharomyces cerevisiae der Obergärung recht langsam angegriffen zu werden, langsamer als Isomaltose, Maltose und Dextrose.

SCHIFFERER (I, 1892, S. 42) hat die Angelegenheit mit noch sorgfältigerer Beachtung der Pilze und Bakterien untersucht.

„50 g seines Erythrodextrins (wahrscheinlich eines Gemisches von Amylodextrin und Dextrin) wurde in Wasser gelöst, mit 90 ccm Nährlösung (10 Proz. Pepton, 5 Proz. KH^2PO^4, 2,5 Proz. $MgSO^4$, 0,5 $Ca^3P^2O^8$) versetzt und das Ganze auf 300 ccm mit Wasser aufgefüllt. Mit einem kleinen, in $^1/_{10}$ Grade geteilten BALLING'schen Aräometer wurde die Trockensubstanz zu 10,4 Proz. gefunden; die Drehung betrug $(\alpha)_D = 124^0$" (das Erythrodextrin drehte 191,3, das Pepton drehte aber — 75,7). „In 100 ccm der sterilisierten Dextrinlösung wurde nur so viel Oberhefe zur Gärung angesetzt, als sich bei minimaler Aussaat im PASTEUR'schen Kolben, bei 25° C entwickelt hatte. Nach Ablauf einer bestimmten Zeit wurde der Trockensubstanzgehalt und die Drehung bestimmt. Erstere musste natürlich ein wenig steigen, da von der Hefe geringe Substanzmengen abgegeben wurden.

Die Resultate sind folgende:

Nach 24 Stunden:	Trockensubstanz	10,5 Proz.	$(\alpha)_D$	= 125,3
„ 9 Tagen	„	10,8 „	„	= 124,5
„ 27 „	„	11,4 „	„	= 123,8."

Das Dextrin war also unter diesen Verhältnissen nicht angegriffen worden. Ebenso verhielt sich SCHIFFRERS Achroodextrin.

Anders gestalteten sich diese Verhältnisse, wenn statt reiner Hefe käufliche Presshefe zur Anwendung gelangte. Hier trat Vergärung unter Kahmhautbildung ein.

Die Isomaltose.

EMIL FISCHER (I, S. 3688) hat 1890 nach ähnlicher Methode, wie MUSKULUS und ich (MEYER, XII) unser „Dextrin aus Dextrose" darstellten, aus Dextrose ein Kohlehydrat dargestellt, welches er Isomaltose nannte und dessen Osazon er charakterisierte. Der Wichtigkeit der Thatsache wegen, gebe ich hier den Artikel fast völlig mit den Worten des Verfassers wieder:

„100 g reine Glucose werden in 400 g Salzsäure vom spez. Gew. 1,19 bei Zimmertemperatur gelöst und 15 Stunden lang zwischen 15° und 10° gehalten. Wird die jetzt nur schwach braun gefärbte Flüssigkeit mit 4 kg absolutem Alkohol versetzt, so fällt ein flockiger Niederschlag, welcher neben wenig Isomaltose hauptsächlich kompliziertere dextrinartige Produkte enthält und deshalb durch Filtration entfernt wird. War die salzsaure Lösung unter 10° gehalten, so tritt diese Fällung nicht ein. Die Mutterlauge giebt auf Zusatz von viel Aether einen reichlichen, farblosen, amorphen Niederschlag, welcher auf einem Faltenfilter gesammelt, mit einem Gemisch von Alkohol und Aether ausgewaschen

Digitized by Google

und schliesslich schnell abgepresst wird. Das Produkt zieht an der Luft rasch Wasser an, wird klebrig und zerfliesst schliesslich zu einem Sirup. Derselbe ist ein Gemenge von Traubenzucker, Isomaltose und anderen noch nicht näher untersuchten Substanzen. Löst man ihn im Wasser, neutralisiert die geringe Menge anhaftender Salzsäure mit Soda, vertreibt nach schwachem Ansäuern mit Essigsäure den Alkohol und Aether durch Erwärmen und versetzt nun die abgekühlte Flüssigkeit mit frischer Bierhefe, so beginnt bei 30° sehr rasch eine lebhafte Gärung. Als dieselbe nach 18 Stunden beendet war, war der Traubenzucker verschwunden. Die Lösung reduzierte aber noch stark FEHLING-sche Flüssigkeit und enthielt nun neben Isomaltose kompliziertere Kohlehydrate, deren Untersuchung noch nicht geschlossen ist.

Zur Isolierung der Isomaltose wurde deshalb das Phenylhydrazin benutzt. Das aus 100 g Traubenzucker erhaltene Rohprodukt, dessen Menge nach Entfernung der anhaftenden Mutterlauge 30—35 g betrug, wurde in ungefähr 150 g Wasser gelöst, dann die anhaftende Salzsäure durch wenig Soda neutralisiert, die Flüssigkeit mit 30 g Phenylhydrazin und 20 g 50-proz. Essigsäure versetzt und $1^1/_4$ Stunde auf dem Wasserbade erhitzt. Dabei scheidet sich zunächst Glucosazon ab (2—3 g), und aus der heiss filtrierten Lösung fällt beim Erkalten ein reichlicher gelber Niederschlag. Derselbe ist ein Gemenge des Isomaltosazons mit Glucosazon, welches durch das essigsaure Phenylhydrazin in der Wärme in Lösung gehalten war. Der flockige Niederschlag wird auf der Pumpe abgesogen und dann durch Aufstreichen auf poröse Thonplatten möglichst von der anhaftenden Lauge befreit. Die Mutterlauge giebt beim weiteren $1^1/_2$-stündigen Erhitzen auf dem Wasserbade eine neue Menge von Glucosazon und beim Abkühlen eine zweite Krystallisation des oben erwähnten Gemenges.

Das rohe, auf Thon von der Mutterlauge befreite Osazon wird nun mit etwa 100 ccm Wasser ausgekocht, wobei das Glucosazon zurückbleibt. Aus der heiss filtrierten Flüssigkeit fällt beim Erkalten das Isomaltosazon als gelber, flockiger Niederschlag, welcher aus äusserst feinen, meist zu kugeligen Aggregaten vereinigten, biegsamen Nadeln besteht. Derselbe wird auf der Pumpe filtriert, mit Wasser und später mit Aether gewaschen.

100 g Traubenzucker gaben allerdings nur 2,5 g von diesen Produkten."

Im Vakuum über Schwefelsäure, dann bei 105° getrocknet, ergab es bei der Elementaranalyse ungefähr mit der Formel $C^{24}H^{32}N^4O^9$ übereinstimmende Zahlen. Es begann bei 140° zu sintern und schmolz zwischen 150 und 153°. In heissem Wasser ist es ziemlich leicht löslich und löst sich viel leichter in heissem absoluten Alkohol als das Maltosazon.

„Verreibt man die Verbindung mit der fünffachen Menge Salzsäure (spez. Gew. 1,19) bei Zimmertemperatur, so löst sie sich mit roter Farbe, und nach kurzer Zeit beginnt die Abscheidung von salzsaurem Phenylhydrazin. Lässt man dann das Gemisch bei Zimmertemperatur stehen, so ist nach 1—$1^1/_2$ Stunden die Reaktion beendet und die Farbe der Lösung von Rot in Dunkelbraun umgeschlagen. Die stark abgekühlte Mischung wird nun auf Glaswolle mit der Pumpe filtriert, mit wenig starker Salzsäure nachgewaschen, das Filtrat mit der fünffachen Menge Wasser verdünnt und durch Bleiweiss neutralisiert. Das hellgelbe Filtrat enthält nun das Isomaltoson, denn es scheidet auf Zusatz

Digitized by Google

von essigsaurem Phenylhydrazin schon in der Kälte nach kurzer Zeit das Osazon ab. Auf die Isolierung des Osazons habe ich verzichtet, dagegen dasselbe durch Hydrolyse in Glucoson und Glucose gespalten.

Zu dem Zwecke wurde die Lösung mit so viel starker Salzsäure versetzt, bis sie 4 Proz. der Säure enthielt, dann $^3/_4$ Stunden auf dem Wasserbade erhitzt, schliesslich abgekühlt, mit Tierkohle behandelt und vorsichtig mit Alkali neutralisiert. Sie gab nun in der Kälte mit essigsaurem Phenylhydrazin einen starken Niederschlag von Glucosazon, und als nach der vollständigen Entfernung desselben die Flüssigkeit 1 Stunde auf dem Wasserbade erhitzt wurde, fiel eine neue reichliche Menge von Glucosazon aus, welches seine Entstehung dem durch die Hydrolyse entstandenen Traubenzucker verdankt."

SCHEIBLER und MITTELMEIER stellen aus den Gärungsrückständen des Stärkezuckers des Handels (dem sog. Gallisin) das gleiche Osazon her, über dessen Existenz sie schon 1890 (I, S. 3075), also vor FISCHERS Arbeit, Mitteilung machten, welches sie aber erst 1891 (II) beschrieben. Sie führen die Entstehung der Isomaltose bei der Invertierung der Stärke mit Säuren auf die Einwirkung der Schwefelsäure auf die Dextrose zurück. Isomaltose entsteht danach bei 12-stündiger Erhitzung von 50 g Dextrose mit 500 ccm $2^1/_2$-proz. Schwefelsäure ziemlich reichlich (S. 304). 1893 haben KÜLZ und VOGEL (Centralblatt für die med. Wissenschaft., 1893, No. 49) die Isomaltose in den Inversionsprodukten, welche durch Einwirkung von Speichel auf Stärke entstehen, nachgewiesen.

LINTNER (II, 1891) erhielt Isomaltosazon aus Bierwürze, stellte die Isomaltose später (1892, IV) in etwas grösserer Menge aus Stärke her und gab 1893 (III) nochmals eine genauere Beschreibung des Herstellungsverfahrens und der Eigenschaften seiner Isomaltose. Aus der letzten Arbeit mögen die folgenden Angaben hier Platz finden.

Darstellung der Isomaltose aus Stärke durch Malzauszug.

Zur Darstellung der Isomaltose kann man nach LINTNER und DÜLL (III, 1893, S. 2545) alle Auszüge von der Achroo- und Erythrodextrin- (Amylodextrin-) Bereitung mit einem Drehungsvermögen bis 143° verwenden, wie sie bei der im Artikel Dextrin beschriebenen Darstellungsmethode des Dextrins entstehen. Will man ausschliesslich Isomaltose herstellen, so geht man bei der Einwirkung der Diastase nur bis zur roten Jodreaktion. Bei Verarbeitung von Achroodextrinauszügen ist es nicht unzweckmässig, einen Teil der Maltose durch eine kurze Gärung mit reiner Hefe wegzuschaffen. Ausserdem nimmt man besser Abstand von der Gärung, da diese stets mit Verlust von Isomaltose verknüpft ist, und eine vollständige Beseitigung der Maltose ohne Anwendung grosser Hefenmengen doch nicht gelingt. Man verfährt dann folgendermassen: Der rohe Sirup wird zur Entfernung der Hauptdextrin- und Maltosemengen wiederholt mit 85—90-proz. Alkohol in 10—20-proz. Lösung behandelt. Die Ausscheidungen mit einem Drehungsvermögen von ca. 140° werden gesammelt und vereinigt, um mit Methylalkohol weiter gereinigt zu werden. Zu dem Behufe wird der möglichst konzentrierte Sirup in heissem Methylalkohol gelöst und unter Umschütteln Aethylalkohol abs. in einer Menge zugesetzt, dass nur

Digitized by Google

eine mässige Ausscheidung erfolgt. Letztere wird meist noch ein Drehungsvermögen von ca. 150 zeigen. Man fährt nun fort, zu der abgegossenen Flüssigkeit Alkohol abs. hinzuzufügen, wobei man zunächst etwas grössere Ausscheidungen hervorrufen kann. Alle Ausscheidungen mit $(\alpha)_D = 140$ und $(R)_m = 80-82$ werden wieder vereinigt. Sie stellen meist schon eine sehr reine Isomaltose dar, welche höchstens noch Spuren von Maltose enthält. Man prüft auf letztere, indem man von dem Sirup mit 90-proz. Aethylalkohol in 30-proz. Lösung einen Auszug bereitet und aus diesem Osazon darstellt. Wenn aus dem so erhaltenen Osazon durch zweimalige fraktionierte Krystallisation keine Fraktion von einem höheren Schmelzpunkte als 150° erhalten wird, so ist die Isomaltose als rein anzusehen.

Eigenschaften der Isomaltose.

Lintner und Düll (III, 1893, S. 2538) geben an, dass sie in heissem Wasser ungemein leicht löslich und in 80-proz. Alkohol, sowie in Methylalkohol noch in hohem Grade löslich sei. In 95-proz. heissem Alkohol ist sie kaum löslich, während derselbe von Maltose noch etwa 5 Proz. auflöst. Gegen höhere Temperatur ist sie sehr empfindlich, so dass sich ihre Lösungen selbst beim Eindampfen auf dem Wasserbade gelb färben. Sie schmeckt intensiv süss. Ihr Reduktionsvermögen ist $R = 80$ (auf Maltose berechnet, also $(R)_m = 80$, danach also $(R)_d = 49{,}52$); ihr spezifisches Drehungsvermögen ist $(\alpha)_D = 140°$.

Das Molekulargewicht fanden sie mit Raoults Methode zwischen 340—363, so dass der Isomaltose wohl die Zusammensetzung $C^{12}H^{22}O^{11} + H^2O$ zukommt.

Osazon der Isomaltose.

„Das Osazon schmilzt zwischen 150—153° (Lintner und Düll, III, 1893, S. 2538). Zur Osazonprobe verwendet man bei Isomaltose am besten eine 20-proz. Lösung, welche man mit 2 Teilen essigsaurem Phenylhydrazin (gleiche Gewichtsmengen von 50-proz. Essigsäure und Phenylhydrazin) auf 1 Teil Trockensubstanz $1^1/_2$ Stunden im Wasserbade erhitzt.

Häufig erfolgt die Abscheidung des Isomaltosazons erst auf Zusatz des doppelten Volumens kalten Wassers. Um bei Gegenwart von Dextrin zum Zwecke leichteren Filtrierens eine bessere Krystallisation zu erzielen, empfiehlt es sich, das ausgeschiedene Osazon durch Erhitzen der Flüssigkeit gleich wieder in Lösung zu bringen und darauf langsam erkalten zu lassen. Maltosazon scheidet sich, wenn es in irgend erheblicher Menge vorhanden ist, bei Abkühlen des Reaktionsgemisches sofort aus. Die Eigenschaften des Isomaltosazons haben wir, wie bereits erwähnt, übereinstimmend mit denen des Isomaltosazons von Emil Fischer gefunden.

Das durch Umkrystallisieren aus Wasser gereinigte Osazon besteht aus ungemein feinen, zu kugeligen Aggregaten vereinigten, dottergelben Nädelchen, welche beim Trocknen auf Thon oder über Schwefelsäure sich orangerot färben und nach weiterem Trocknen bei 100° zu einem dunkelgelben Pulver zerreiblich sind. Das Osazon beginnt bei 138—140° zu sintern und schmilzt bei 150–153°. In Wasser und namentlich in Alkohol ist es viel leichter löslich

Digitized by Google

als Maltosazon, von welchem es sich ausserdem durch den Schmelzpunkt und die Art zu krystallisieren wesentlich unterscheidet."

Gärungsfähigkeit der Isomaltose.

Nach ARMINIUS BAN soll die Saazer Hefe die Isomaltose nicht vergären (Wochenschrift für Brauerei, Bd. 9, 1421—24 [1892]), doch bemerkt DELBRÜCK (ebenda, 1423), dass dafür noch der sorgfältigere Beweis zu erbringen sei.

Nach SCHIFFERERS (I, S. 45) Versuchen mit reiner Oberhefe und einem bei 60—62° C erhaltenen Maischprodukte vergärt Isomaltose, wenn genügende Mengen stickstoffhaltiger Nährsubstanzen vorhanden sind (20 ccm einer 10-proz. Peptonlösung, 20 ccm einer 5-proz. Monokaliumphosphatlösung, 20 ccm einer 2,5-proz. Magnesiumsulfatlösung auf 200 ccm eines Inversionsproduktes von 200 g Kartoffelstärke mit 1200 ccm Wasser, 0,5 g Diastase, 3 Stunden bei 60—62° C gemaischt), völlig nach Ablauf von 54 Stunden, bei ungenügendem Peptonzusatz viel langsamer als Maltose. LINTNER und DÜLL (III, 1893, S. 2543) sagen, dass bei Gärung eines Gemisches von Maltose, Isomaltose und Dextrin eine erhebliche Vergärung von Isomaltose einträte.

Verhalten der Isomaltose gegen Malzauszug.

SCHIFFERER (I, S. 56) fand, dass aus einem Reaktionsgemisch von 50 g Stärke + 50 ccm Malzauszug (Grünmalz 1 : 4), welches 7 Stunden bei 58—63° behandelt worden war, ein Osazon von 169° Schmelzpunkt erhalten werden konnte. Wurden 130 ccm des Reaktionsgemisches nochmals 8 Stunden mit 140 ccm Malzauszug bei 58—63° behandelt, so erhielt er nur Maltosazon (Schmelzpunkt 188°) und Dextrosazon (Schmelzpunkt 201°, in heissem Wasser unlöslich). Es war also unter diesen Umständen alle Isomaltose in Maltose übergegangen. Auf Bakterienwirkung hat, wie es scheint, SCHIFFERER nicht geachtet; es bleibt also die Frage offen, ob bakterienfreie Malzauszüge sich gleich verhalten. LINTNER und DÜLL (III, 1893, S. 2538) sprechen aus, dass die Isomaltose durch Diastase in Maltose übergeführt werde.

SCHEIBLER und MITTELMEIER (III, S. 2936) erklären sich gegen die Annahme, dass Maltose aus Isomaltose entstehe — allerdings ohne Grund.

Beziehung zum Stärkeinversionsprozess.

Nach den Angaben von SCHIFFERER (I, S. 20, 1892) entsteht bei Verwandlung von Stärkekleister durch „Diastase" bei 60—65° C zuerst gar keine Maltose, sondern nur Isomaltose und Dextrin. Er schliesst dieses aus folgendem Versuche: 500 g Kartoffelstärke wurden mit 4 l Wasser verkleistert und dieser Kleister bei 60—65° C unter fortwährendem Umrühren 50 Minuten mit 0,416 g Diastase behandelt; $(\alpha)_D$ war dann 180°. Das aus dem Filtrate gewonnene Osazon schmolz bei 152° und sinterte bei 145°.

Das von HERZFELD 1879 (I) beschriebene Maltodextrin mit den Konstanten $(\alpha)_D = 154°$ und $(R)_d = 24$ ist, nach seiner Darstellungsweise zu schliessen, wohl kein reiner Körper, vielmehr wohl hauptsächlich ein Gemisch von Dextrin und Isomaltose. Aehnlich verhält es sich wahrscheinlich mit dem Maltodextrin von BROWN und MORRIS (1885, VI, S. 122) mit den Konstanten $(\alpha)_{j\,3,86} = 193,6$ und $(R)_{d\,3,86} = 20,7$.

Digitized by Google

Maltose.

Man glaubte anfangs, dass bei der Inversion der Stärke nur eine Zuckerart entstehe, die Dextrose. Erst 1847 zeigte DUBRUNFAUT (Ann. chim. phys., 11, 379), dass der entstehende Zucker sich wesentlich von der Dextrose unterscheide, und nannte den Zucker, dessen besondere Natur er erkannt hatte, Maltose. Es zeigte sich, dass SAUSSURE denselben Zucker schon 1819 in den Händen gehabt und beschrieben hatte. Die Entdeckung DUBRUNFAUTS wurde jedoch wenig beachtet und wurde erst Gemeingut, als 1873 O' SULLIVAN (Journ. Chem. Soc. (2) 10, 579; (3) 1, 478; (3) 2, 125) und SCHULZE (Ber. d. Deutsch. chem. Ges. 7, 1047) die Angaben DUBRUNFAUTS bestätigten. Dass Maltose auch bei Behandlung von Stärke mit verdünnten Säuren entsteht, haben MUSCULUS und GRUBER (IV, 1878/79, S. 182) nachgewiesen.

Die Darstellung der Maltose.

HERZFELD (1879, S. 9) giebt folgende Vorschrift: 500 g Stärke, mit 500 g Wasser angerührt, werden mit 4 l kochendem Wasser verkleistert. Dazu setzt man, wenn der Kleister auf 60° abgekühlt ist, einen Auszug von 100 g Darrmalz mit 500 g Wasser und lässt 2 Stunden digerieren. Das Filtrat dieser Mischung wird auf $^3/_4$ l eingedampft und mit so viel 90-proz. Spiritus versetzt, dass ein Alkohol von 60—70 Proz. aus dem Wasser der Flüssigkeit entsteht. Die alkoholische Mutterlauge der entstehenden Fällung wird zur Sirupkonsistenz eingedampft und mit kleinen Mengen 85—90-proz. Alkohols ausgezogen. Der Auszug wird 8 Tage stehen gelassen, um den Zucker in das Anhydrid überzuführen, dann bei 20—25° zur Krystallisation gestellt. MUSCULUS und GRUBER (Zeitschrift für phys. Chemie, 2. Bd., 1878/79, S. 179) bedienten sich zur Ausscheidung der Maltose aus den alkoholischen Mutterlaugen des Aethers. SOXHLET (Journ. f. prakt. Chemie, (2) 21, 276) krystallisiert aus 80-proz. Weingeist um.

Eigenschaften der Maltose.

Die Maltose krystallisiert in feinen Nadeln, welche aus sehr spitz zulaufenden Prismen bestehen, aus verdünntem Weingeist mit 1 Mol. Krystallwasser und besitzt dann die Formel $C^{12}H^{22}O^{11} + H^2O$.

Sie verliert bei 100° das Krystallwasser langsam im Vakuum und ist dann sehr hygroskopisch. Ueber Schwefelsäure verliert sie in Wochen das Krystallwasser nicht (OST, Berichte 1891, S. 1634).

Sie löst sich in Weingeist schwerer als Dextrose (SULLIVAN). Das spezifische Gewicht der bei 15,5° gesättigten wässrigen Lösung, welche in 100 ccm 6,0655 g Maltoseanhydrid enthält, ist 1,01992 (BROWN III, S. 201).

Die spezifische Drehung ist nach DUBRUNFAUT und SOXHLET in frisch bereiteter Lösung ungefähr 18° geringer als nach längerem Stehen (nach einigen Stunden wird die spezifische Drehung konstant).

Die spezifische Drehung für Maltoseanhydrid wird von den verschiedenen Autoren etwas verschieden angegeben, z. B.:

Digitized by Google

Brown und Heron (1879, III, S. 200) (mit Malzauszug dargestellt) $(\alpha)_j = 153{,}1$; daraus berechnet . . . . . $(\alpha)_D = 138{,}1$.
Meisel und Soxhlet (Journ. f. prakt. Chemie 21, 276) (aus Stärke mittels Malzextrakt dargestellt) . . . . . $(\alpha)_D = 139{,}3$.
Steiner (Chemical News, 43, 54) mit Material von Soxhlet . $(\alpha)_D = 138{,}9$.

Nach Meisel (Journ pr. Ch., 25, 114) ist das spezifische Drehungsvermögen des Anhydrids $(\alpha)_D = 140{,}375 - 0{,}01837\ P - 0{,}095\ T$, worin P die in der Lösung enthaltenen Gewichtsprozente wasserfreier Maltose, T die Temperatur bedeutet; 10-proz. Lösungen bei 20° drehen demnach 138,3°. Bei Benutzung einer 20 cm-Röhre ist bei 17,5 C jeder abgelesene Grad = 0,362 g. Anhydrid in 100 ccm (bis auf + 0,05). Setzt man $P = 100$, so ist bei 17,5 C $(\alpha)_D = +136{,}9$; bei einer Temperaturzunahme von 10° sinkt $(\alpha)_D$ etwa um 1,5°.

Das Reduktionsvermögen des Maltoseanhydrids.

Lässt man bei Anwendung der Soxhlet'schen Methode 3—4 Minuten kochen, so reduzieren nach Soxhlet 0,5 Maltose in 1-proz. Lösung 64,2 ccm unverdünnte und 67,5 ccm vierfach verdünnte Fehling'sche Lösung. Unter den beiden Verhältnissen ist also $(R)_d = 61$ und $(R)_d = 66{,}8$. Brown und Heron (III, 1879, S. 200) geben $(R)_d = 61{,}9$ an. Von Ost'scher Lösung (Berichte, 1890, S. 1035, und 1891, S. 1634) (23,5 g krystallisiertes Kupfersulfat, 250 g Kaliumcarbonat, 100 g Kaliumbicarbonat) reduzierten 195 mg Maltosehydrat, oder 185,2 Anhydrid 50 ccm; 50 ccm derselben Lösung werden aber reduziert von 102,5 mg Dextroseanhydrid; also ist $(R)_d$ Ost = 54,8.

E. Wein (Tabellen zur quantitativen Bestimmung der Zuckerarten, Stuttgart 1888) hat eine Tabelle über das Reduktionsvermögen der Maltose (Anhydrid?) ausgearbeitet. Er lässt 25 ccm Kupferlösung, 25 ccm Seignettsalz-Natronlauge und 25 ccm Zuckerlösung, die nicht mehr als 1-proz. sein soll, 4 Minuten lang im Sieden erhalten.

0,855 g $\left(\frac{0{,}342}{4}\right)$ sollen nach dieser Tabelle 98,8 mg Kupfer geben.

Ich selbst habe folgende Versuche angestellt. 0,36 Maltosehydrat = 0,342 Maltoseanhydrid wurden zu 100 ccm mit Wasser gelöst. 25 ccm dieser Lösung wurden nach Weins Methode mit 25 ccm Kupferlösung und 25 ccm Seignettsalz-Natronlauge zum Sieden erhitzt und 4 Minuten lang im Sieden erhalten. Bei dem 1. Versuche wurden 94 mg, beim 2. Versuche 95 mg Kupfer ausgeschieden. 342 mg Maltoseanhydrid reduzieren danach 380 mg Kupfer unter den angegebeneu Bedingungen. 1 Mol. Maltose scheidet also 380 mg Kupfer aus, während 1 Mol. Dextrose unter gleichen Umständen 342 mg Kupfer reduziert.

Barfoeds Reagens wird von Maltose nicht reduziert.

Phenylmaltosazon: $C^{24}H^{32}N^4O^9$.

Emil Fischer (Verbindungen des Phenylhydrazins mit den Zuckerarten, Ber. 1884, S. 583) stellte aus Soxhlet'scher Maltose das Osazon dar.

„Beim Erwärmen von 1 Teil Maltose mit 2 Teilen salzsaurem Hydrazin, 3 Teilen essigsaurem Natron und 15 Teilen Wasser entsteht bald eine gelbrote Flüssigkeit. Nach $1^1/_2$ Stunden wurde die Operation unterbrochen. Aus der

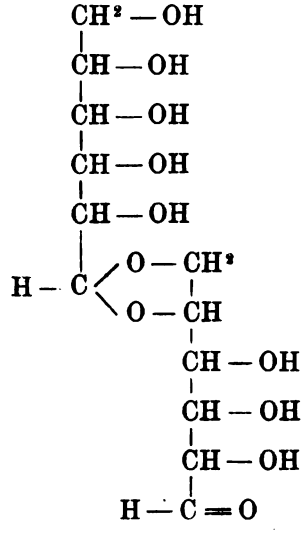
Digitized by Google

klaren Lösung schied sich beim Abkühlen das Phenylmaltosazon langsam in äusserst feinen gelben Nadeln ab. Der Krystallbrei wurde filtriert, mit kaltem Wasser gewaschen und aus siedendem Wasser umkrystallisiert. Die so erhaltenen sehr feinen Nadeln schmelzen bei 190—191° zu einer braunen Flüssigkeit und haben die Zusammensalzung $C^{24}H^{32}N^4O^9$. Für die Analyse war die Substanz bei 100° getrocknet. Berechnet C 55,32, H 6,29; gefunden C 55,38, H 6,15. Das Maltosazon ist also isomer mit dem Lactosazon. Die Ausbeute betrug nicht mehr als 30 Proz. Später (Berichte 1887, S. 831) giebt dann FISCHER an, dass sich das Phenylmaltosazon in 75 Teilen kochendem Wasser löst; die schöngelben Nadeln schmelzen, wenn man im Kapillarrohre rasch erhitzt, bei 206°, bei längerem Erwärmen wird die Beobachtung des Schmelzpunktes unsicher; schon bei 190—193° färbt sich dann die Substanz dunkel, sintert zusammen und schmilzt schliesslich unter völliger Zersetzung.

Oxydation der Maltose.

Nach EMIL FISCHER und JACOB MEYER (Ber. 1889, S. 1941, entsteht durch Oxydation von 1 Teil Maltose, welche in 7 Teilen Wasser gelöst ist, mittels 1 Teil Brom eine einbasische Säure $C^{12}H^{22}O^{12}$, die Maltobionsäure, welche durch verdünnte Schwefelsäure in Dextrose und Gluconsäure zerfällt.

Die Formel der Maltose scheint danach am wahrscheinlichsten so geschrieben werden zu müssen:



Inversion der Maltose durch verdünnte Säuren.

MUSCULUS und GRUBER (IV, 1878/79, S. 181) fanden, dass eine 5-proz. Maltoselösung durch Kochen mit 2-proz. Schwefelsäure, in 5 Minuten völlig in Dextrose übergeführt wurde.

BROWN und HERON (III, 1879, S. 200) geben an, dass nach 50-stündiger Digerierung von 59 Maltose mit 5 ccm Säure ($^1/_5$ Säure) und 100 Wasser zwischen 70—90° völlige Inversion zu Dextrose erfolgt sei. Nach MEISSL (Journ. f. prakt. Chemie, (2) 25, S. 100) erhitzt man, um vollkommene Inversion zu erreichen, 3 Stunden mit 3-proz. Schwefelsäure.

Digitized by Google

Maltose ist schneller als Milchzucker, langsamer als Rohrzucker zu invertieren (URECH, Berichte 1885, S. 3047).

Maltose und Hefe.

BOURQUELOT (Referat, Berichte 1887, S. 293) findet, dass ein Enzym von der Hefe ausgeschieden wird, welches Maltose spaltet. Er bringt Hefe mit Maltose, Wasser und Chloroform zusammen und beobachtet die Entstehung von Dextrose. Hefe vergärt Maltose fast so leicht wie Dextrose (KJELDAHL, Organ des Centralvereins für Rübenzuckerfabrikation, 10, 878).

Verhalten der Maltose zu Malzauszug.

Geht man, wie wir, von der Voraussetzung aus, dass die Amylose in der Pflanze nur durch Diastase gespalten wird, so muss man folgern, dass auch in der Pflanze bei der Lösung der Stärke dieselben Produkte auftreten, wie im Reagensglase, wenn dieselben auch durch andere Prozesse sofort wieder eine Umwandlung erfahren können, und so unter Umständen eine Anhäufung dieser Produkte nicht erfolgt.

Nach dieser Anschauung wäre zu erwarten, dass die Maltose häufig in den Pflanzen anzutreffen sein würde, wenn die Diastase nur bis zu diesem Molekül die Amylose abzubauen imstande wäre, die Maltose nicht in Dextrose zu spalten vermöchte.

Aus diesem Grunde ist die Frage, ob Diastase die Maltose anzugreifen vermag, von pflanzenphysiologischem Interesse.

Bisher ist die Frage noch nicht sicher entschieden. MUSCULUS und GRUBER (IV, S. 181) stellten 1878 fest, dass eine 5-proz. Maltoselösung innerhalb 2 Stunden bei 50—60° durch eine ziemlich wirksame Diastaselösung nicht merklich verändert wird; es gelang ihnen jedoch, aus Inversionsprodukten, welche durch längere Einwirkung von Diastase auf Amylose entstanden waren, Dextrose zu isolieren. Ich habe diese Dextrose selbst gesehen, habe aber die Meinung, dass dieselbe sehr wohl durch Bakterienwirkung aus der Maltose oder einem anderen Inversionsprodukte hervorgegangen sein könnte. Es könnten übrigens auch kleine Mengen von Dextrose aus Dextrin, nicht aus der Maltose, durch Diastase entstanden sein, dagegen spricht auch MERINGS (I, S. 187) Versuch nicht; denn wenn auch MERING (Versuch III) aus einem direkten diastatischen Reaktionsprodukte mit dem Reduktionsvermögen $(R)_d = 25$ noch keine Dextrose abscheiden konnte, so könnte diese doch aus dem schwieriger angreifbaren Dextrin nachträglich entstehen. MERING konnte aus den Produkten der Einwirkung von bis auf 70° erhitzter Diastase auf Stärkekleister, die innerhalb 24 Stunden entstanden waren, schon Dextrose erhalten, und ferner fand er nach 48-stündiger Behandlung der Maltoselösung (ohne Alkoholzusatz) mit Diastase die Drehung und Reduktion etwas verändert. Aber auch hier ist es fraglich, ob nicht Bakterienwirkung im Spiele war, da MEHRING entweder gar nichts oder 20 Proz. Alkohol den Mischungen zusetzte, welche Alkoholmengen doch wohl nicht imstande sind, jede Bakterienentwickelung aufzuheben. Dass in faulender Maltoselösung kein Traubenzucker nachzuweisen ist, spricht nicht gegen die Annahme, dass die Dextrosebildung in der mit Diastase versetzten

Digitized by Google

Maltoselösung durch Bakterien bewirkt wurde. Die Rohdiastase schliesst sehr häufig sehr viele Bakterien ein.

Brown und Heron 1879 (III, S. 200) digerierten 75 ccm Maltoselösung vom spez. Gew. 1,02094 mit 24 ccm Malzauszug (1 Malz + $2^1/_2$ Wasser 6—12 Stunden) bei 55° und fanden die Maltose nach 16 Stunden noch unverändert. Auch nach Schulze (Berichte, Bd. 7, S. 1047) wird Maltose von Diastase nicht angegriffen.

Um ein eigenes Urteil über die Frage zu erlangen, liess ich durch meinen Assistenten, Herrn Linz, folgende Versuche anstellen.

100 ccm Malzauszug wurden mit 0,36 Maltose und etwas Chloroform versetzt, bei konstanter Temperatur eine Zeit lang stehen gelassen. Derselbe Malzauszug wurde gleich lange stehen gelassen. Das Reduktionsvermögen des stehen gelassenen Malzauszuges, dem vor der Kupferbestimmung 0,36 Maltose zugesetzt wurde, und des mit Maltose versetzten stehen gelassenen Malzauszuges, wurde am Ende der Versuchszeit bestimmt.

Versuch 1. Malzauszug aus 1 Teil Trockenmalz und 100 Teilen Wasser hergestellt. Temperatur 40°. Einwirkungsdauer 24 Stunden.

I. 100 ccm Malzauszug, dem nach dem Stehenlassen die Maltose zugesetzt worden war, reduzierten 904 mg Kupfer.

II. 100 ccm Malzauszug, die mit der Maltose gestanden hatten, reduzierten 916 mg Kupfer. Es wurden also 12 mg Kupfer mehr gefunden. Diese Menge ist so klein, dass sie fast innerhalb der den Versuchen zukommenden Fehlergrenze liegt.

Versuch 2. Malzauszug: 1 Luftmalz + 3 Wasser. Temperatur 20°. Versuchsdauer 8 Tage. Sonst wie Versuch I.

I. 6760 mg Kupfer.

II. 7120 mg Kupfer.

Danach hätten 0,36 g Maltose 360 mg Kupfer reduziert, während sie 376 reduzieren sollten. Es wurden also 16 mg zu wenig gefunden, eine Differenz, welche bei der angewandten Methode durch einen Wägefehler von 0,4 mg bei der Kupferwägung veranlasst sein konnte.

Versuch 3. Malzauszug: 1 Luftmalz + 9 Wasser. Temperatur 10—20°. Versuchsdauer 50 Tage.

I. Es wurden 25 ccm Malzauszug mit 0,36 ccm Maltose angesetzt; ungefähr alle 14 Tage wurden 25 ccm frisch bereiteten Malzauszuges zugegeben, so dass zuletzt 75 ccm Flüssigkeit vorhanden waren, die auf 100 aufgefüllt wurden.

II. Es wurden die 100 ccm Malzauszug in gleicher Weise in einer 100 ccm-Flasche gesammelt und stehen gelassen. Am Ende der Versuchsdauer wurden zu diesen 75 ccm 0,36 g Maltose zugegeben, und wurde dann auf 100 ccm aufgefüllt. Für 25 ccm von beiden Flüssigkeiten wurde das Reduktionsvermögen bestimmt.

I. 25 ccm der Flüssigkeit reduzierten 430 mg Kupfer

II. 25 „ „ „ „ 460 „ „

Danach hatte also keine Veränderung der Maltose stattgefunden; wie die negative Differenz, die hier wiederkehrt, zu erklären ist, weiss ich nicht zu sagen.

Digitized by Google

B. Ueber die Diastase des Gerstenmalzes.

Die Diastase wird im Laufe der biologischen Auseinandersetzungen oft genannt werden, die Kenntnis von deren Eigenschaften muss dann vorausgesetzt werden. Da mir ausser der gänzlich unkritischen Zusammenstellung von SCHLEICHERT (SCHLEICHERT, Das diastatische Ferment der Pflanze, Halle 1893; Nova Acta, Bd. 62, No. 1) keine neuere zusammenfassende Abhandlung über den Gegenstand bekannt ist, es mir aber daran lag, über einige Punkte, welche die Diastase betreffen, meine Meinung zu sagen und einige der bei meinen Arbeiten angewandten Methoden an einen passenden Platz zu stellen, sowie denjenigen Botanikern, welche mit der physiologischen Chemie weniger vertraut sind, die Gelegenheit zu geben, sich schnell zu orientieren, habe ich dieses Kapitel den einleitenden chemischen Kapiteln beigesellt.

Darstellung und Chemie der Diastase des Gerstenmalzes. PAYEN und PERSOZ (Annales de chimie et de physique, T. 53, p. 75; T. 56, p. 337; T. 60, p. 441) lehrten, nachdem KIRCHHOFF 1814 durch seine Behauptung, dass die Umwandlung der Stärke in den keimenden Gerstensamen und Weizensamen durch den Kleber bewirkt werde, auf die Fermente aufmerksam gemacht hatte, aus dem Auszuge des zerstossenen Gerstenmalzes durch Fällen mit Alkohol eine Substanz herstellen, von der 1 Teil in einigen Minuten 2000 Teile Kleister aufzulösen vermochte; sie nannten den erhaltenen Körper Diastase und übertrugen den Namen auch auf die stärkelösenden Stoffe, welche sie in keimenden Weizen- und Hafersamen, in keimenden Kartoffelknollen, in Knospen von Ailanthus glandulosa, in Mais- und Reissamen auffanden.

Am besten ist die Diastase des Gerstenmalzes bekannt, auf deren Besprechung wir uns hier allein einlassen wollen, soweit es für das Verständnis der Lösungsvorgänge der Stärkekörner von Interesse ist.

Die Diastase des Gerstenmalzes ist sicher noch nicht in reinem Zustande dargestellt worden, da alle bisher angewandten Methoden Gemische von Stoffen liefern müssen.

Die Gewinnung der „Diastase" geschah meist in der Weise, dass man Gerstenmalz mit Wasser oder Glycerin oder verdünntem Weingeist auszog, das Extrakt dann meist von einer grösseren Menge der Proteinstoffe durch Erwärmen auf 70—75° (PAYEN et PERSOZ, KRAUCH, DUQUESNEL) oder durch einmalige partielle Fällung durch Alkohol (MUSCULUS, 1874) befreite, filtrierte und das Filtrat mit Alkohol oder Alkohol und Aether fällte. LOEW (PFLÜGERS Archiv, 1882, Bd. 27, S. 203) reinigte (?) schliesslich die Diastase mittelst Bleiessig. Auch Fällung des Gerstenmalzauszuges mit Kochsalz (BRÜCKE) wurde zur Darstellung fester „Diastase" benutzt.

LINTNER (I, IV, V) hat die bisher angewandten Methoden der Diastasenbereitung durch zweckmässige Versuche geprüft, bei welchen er die Menge des Niederschlags, dessen Wirksamkeit und dessen Stickstoffgehalt quantitativ feststellte und die Zahlen zur Beurteilung der Methode benutzte, welche das betreffende Produkt geliefert hatte.

Zur Darstellung einer wirksamen „Rohdiastase" empfiehlt LINTNER (I, S. 386) folgende Vorschrift:

Digitized by Google

1 Teil Gerstengrünmalz oder abgesiebtes Luftmalz wird mit 2—4 Teilen 20-proz. Alkohols (Alkoholzusatz zur Vermeidung der Säuerung) 24 Stunden (oder länger) digeriert. Das abgesaugte Extrakt wird mit dem doppelten, höchstens $2^1/^2$-fachen Volumen absoluten Alkohols gefällt. Es ist nicht gut, mehr Alkohol zur Fällung zu verwenden, da sonst nur noch schleimige Substanzen mit wenig Diastase gefällt werden. Der Niederschlag wird abgesaugt, mit absolutem Alkohol zerrieben, wieder auf das Filter gebracht, wieder mit Aether zerrieben, abgesaugt und über Schwefelsäure im Vakuum getrocknet.

1 g dieser Rohdiastase wirkt ungefähr so viel wie 50 g Luftmalz oder Grünmalz.

Zur Reinigung dieser Rohdiastase wurde Bleiessig versucht, erwies sich aber deshalb als unzweckmässig, weil die geringe Menge der nach der Reinigung erhaltenen Substanz eine bedeutend schwächere Wirkung zeigte als die Rohdiastase.

Die Reinigung wurde durch fraktionierte Fällung mit Alkohol durchgeführt; der Aschengehalt wurde durch Dialyse herabgedrückt. So konnte ein Präparat von nur 5 Proz. Aschengehalt erhalten werden. Es zeigte sich bei der Reinigung, dass die Substanz um so kräftiger wirksam war, je höher ihr Stickstoffgehalt gestiegen war; derselbe liess sich jedoch nur bis etwa 10 Proz. erhöhen. Das Präparat reduzierte vor und nach dem Kochen mit Salzsäure Fehlings Lösung nicht.

Die Analyse der wirksamsten Substanz ergab folgende Zahlen: C = 44,33; H = 6,98; N = 8,92; S = 1,07; O = 32,91; Asche = 4,79 Proz.

Ganz ähnliche Zahlen erhielt Lintner übrigens für den Stickstoffgehalt der Weizendiastase, und Jegorow (Ber. d. D. chem. Ges., 1893, No. 9, Ref.) giebt für die Weizendiastase folgende Zahlen: H = 6,78; C = 40,24: N = 4,7; S = 0,7; P = 1,45; Asche = 4,6. Die Asche enthielt Ka, Mg, Ca, Phosphorsäure.

Die Substanz gab folgende Reaktionen: „Beim Kochen Trübung, resp. Ausscheidung von Flocken, ebenso auf Zusatz von Salzsäure. Der auf letzterem Wege erhaltene Niederschlag verschwindet nicht beim Verdünnen, löst sich aber in Natronlauge.

Auf Zusatz von Essigsäure Niederschlag, der sich im Ueberschuss löst.

Mit Sublimat, Bleiessig, Essigsäure und Ferrocyankalium Niederschläge.

Mit Salpetersäure und Millons Reagens Eiweissreaktion.

Trockene Diastase, mit wenig rauchender Salzsäure gelinde erwärmt, gab eine intensive Violettfärbung."

Die Biuretreaktion gab der Körper nicht.

Dagegen liess sich die Schönbein'sche Reaktion mit dem Körper sehr schön erhalten. Zur Anstellung der Reaktion löst Lintner ein paar Körnchen Guajakharz in einem Reagierröhrchen mit absolutem Alkohol, setzt einige Tropfen käuflichen Wasserstoffhyperoxydes zu, dann wieder Alkohol bis zur Klärung. Auf Zusatz eines Tropfens einer Diastaselösung tritt sofort (innerhalb weniger Minuten) intensive Blaufärbung ein. (Lab, Speichel, Invertin, Pepsin geben die Reaktion nicht.) Hierzu ist aber noch aufmerksam zu machen auf die Arbeit von Johann Jacobson (Untersuchung über lösliche Fermente, Zeitschrift f. physiol. Chemie, 1892, S. 340), in welcher nachgewiesen wird, dass es möglich ist, die Eigenschaft der Fermente, Wasserstoffsuperoxyd zu zerlegen, zu vernichten, ohne das Vermögen derselben, spezifische Fermentwirkung zu äussern, zu alterieren. Diese Angaben stimmen mit den Erfahrungen von Bara-

Digitized by Google

NETZKY (1878, I, S. 9) überein, so dass es scheint, als käme diese Reaktion nicht der Diastase, sondern einer Verunreinigung derselben zu. Uebrigens färbt sich ja Guajaktinktur mit zahlreichen oxydierenden Körpern direkt blau.

Der diastatisch wirkende Körper, welchen LINTNER erhielt, ist voraussichtlich noch ein Gemenge; denn es ist nicht anzunehmen, dass durch die Fällung alle in dem Malzextrakt vorhandenen Stoffe von dem wirksamen Stoffe, der reinen Diastase, getrennt worden sind. Es weicht diese Substanz LINTNERS von den Eiweisskörpern durch den niedrigen Stickstoffgehalt ab, auch ihr Verhalten gegen Papaïn, Pancreatin, Pepsin und Ptyalin ist von dem Verhalten der Eiweissstoffe abweichend, denn nach HIRSCHFELD (I) und MARCUS und PEISEL (MALYS Jahresb., 1885, S. 416) wirken diese Fermente auf Diastase nicht zerstörend; jedoch kommen dieser Diastase LINTNERS viele Eigenschaften der Eiweisskörper zu. HIRSCHFELD (I) hat behauptet, die Diastase sei ein Gummi, doch ist von ihm nicht der geringste Beweis für diese Behauptung erbracht.

Obgleich die hier mitgeteilten besten Untersuchungen über die Diastase einigen Aufschluss über deren Natur geben, müssen wir doch festhalten, dass der Name „Diastase des Gerstenmalzes" augenblicklich noch kaum weiteres bedeutet als „der oder die Stoffe des Gerstenmalzes, welche Stärke in Maltose umzuwandeln vermögen".

Dieser Stoff oder diese Stoffe sind in dem wässrigen Auszuge des Malzes enthalten, im Malzextrakte, dessen diastatische Wirksamkeit um so kräftiger ist, je besser das Malz ist und je konzentrierter der Auszug ist.

Schon die ungekeimte Gerste enthält geringe Mengen einer Diastase, doch soll dieselbe nach LINTNER (V, S. 43) in ihrer Wirkung auf Stärkelösung etwas von der Malzdiastase abweichen. Nach BROWN und MORRIS (IV, S. 506) entstammt diese Diastase nicht dem Epithel des Schildchens, da der unentwickelte Embryo keine Diastase ausscheidet, wenn man ihn auf stärkehaltige Gelatine legt; es ist also anzunehmen, dass diese Diastase aus den Chromatophoren des Endosperms, eventuell des Keimlings stammt. Die Vergleichung dieser Diastasen muss noch weiter durchgeführt werden. BROWN und MORRIS nennen die eine schon Translokationsdiastase, die andere, die aus dem Epithel ausgeschiedene, Sekretionsdiastase (IV, S. 509). KJELDAHL (I, S. 138) fand bei der ungekeimten Gerste den relativen Wirkungswert 73—74, in der keimenden Gerste bald steigende Mengen von Diastase, wie die folgenden, ebenfalls von KJELDAHL (I, S. 138) herrührenden Zahlen lehren.

Keimende Gerste zeigte (bezogen auf ihr Trockengewicht) relatives Verzuckerungsvermögen

		Differenz
am 1. Tage der Keimung*)	70	
„ 2. „ „ „	73	3
„ 3. „ „ „	80	7
„ 4. „ „ „	105	25
„ 5. „ „ „	**) 150	45
„ 6. „ „ „	**) 190	40
„ 7. „ „ „	220	30
„ 8. „ „ „	226	6

*) Direkt nach der Quellung also.
**) Keimung am lebhaftesten.

Digitized by Google

Nach den Beobachtungen von HAYDUCK und WREDE soll die höchste Diastasemenge in der gekeimten Gerste vorhanden sein, wenn der „Blattkeim" etwa 3mal so lang geworden ist als die Frucht.

Nach BROWN und MORRIS' Untersuchungen, die teilweise in Einklang mit einigen älteren Angaben stehen, muss man annehmen, dass sich die Menge der Diastase, welche wir in der gekeimten Gerste beobachten, zusammensetzt aus der Diastase, welche in dem Endosperm und Embryo des trockenen Gerstenkorns vorhanden war, dann aus derjenigen, welche von dem Epithel des lebenden Embryo ausgeschieden wurde und in das nun tote Endosperm einwanderte, und aus der im Epithel, resp. in den anderen Teilen des Embryo vorhandenen Diastasemenge.

Dabei ist nochmals hervorzuheben, dass es nicht unwahrscheinlich ist, dass die Diastase des ruhenden Gerstensamens von der Diastase etwas verschieden ist, welche das Epithel des Schildchens liefert, so dass es also nicht unwahrscheinlich ist, dass im Malzauszuge zwei Arten von Diastase vorhanden sind, von denen die Epitheldiastase allerdings die grösste Menge bilden würde.

BROWN und MORRIS fanden (IV, S. 508) folgende Verteilung der Diastase in der gekeimten Gerstenfrucht:

Diastase aus 50 halben Endospermen (die dem Embryo anliegende Partie) lieferte	9,7970	g	CuO
Diastase aus 50 halben Endospermen (die entgegengesetzte Partie) lieferte	3,5310	„	„
Diastase der Würzelchen von 50 Früchten lieferte	0,0681	„	„
Diastase der Plumula von 50 Früchten lieferte.	0,0456	„	„
Diastase der Skutella von 50 Früchten lieferte	0,5469	„	„
50 ganze Früchte lieferten	13,9886	g	CuO
50 ganze ungekeimte Früchte lieferten	2,486	„	„
Hinzugekommen ist also Diastase, welche gemessen wird durch	11,5026	g	CuO

Beim Trocknen des Malzes, also der gekeimten Gerste, nimmt der Fermentgehalt ab. Nach KJELDAHLS (I, S. 142) Versuchen enthält Trockenmalz nur halb so viel Diastase als Frischmalz. Es stimmen diese Angaben mit dem von den Praktikern aufgestellten Satze, dass ein gleiches Gewicht Darrmalz und Grünmalz dieselbe diastatische Kraft besitzen (MAERCKER, Spiritusfabrikation, 6. Aufl., S. 238). Die Versuche von BUNGENER und FRIES lehren, dass man mit dem trockenen, Diastase enthaltenden Pflanzenteile sehr vorsichtig sein muss, wenn man die Diastase desselben nicht erheblich schwächen will; sie fanden das Fermentvermögen einer Gerste = 51, wenn sie das des daraus bereiteten Grünmalzes = 100 setzten. Als das Grünmalz bei 30° getrocknet worden war, zeigte es das Fermentvermögen 85, während bei 85° getrocknetes Malz 58, bei 110° getrocknetes sogar nur die Zahl 20 ergab.

Will man aus diesen Malzsorten ein wirksames Extrakt bereiten, so ist es nach den Versuchen von KJELDAHL, welche auch LINTNER bestätigt, genügend, wenn man das möglichst fein gemahlene oder zerquetschte Malz 6 Stunden bei gewöhnlicher Temperatur auszieht; längere Extraktion vermehrt die Diastasewirkung nicht erheblich. Ich will hinzufügen, dass es zweckmässig ist, etwas Chloroform der Masse zuzusetzen, um die Bakterienentwickelung zu verhindern.

Digitized by Google

Ein derartiger Malzauszug enthält selbstverständlich neben Diastase noch zahlreiche andere Stoffe. Wenn man Malzextrakt zur Stärkeverwandlung statt der Diastase verwenden will, muss man vorzüglich auf die Stoffe, welche Kupferoxyd reduzieren und die Ebene des polarisierten Lichtes drehen, Rücksicht nehmen. Wie gross die Menge dieser Substanzen im Malzextrakt ist, kann man beispielsweise aus folgenden Angaben BROWNS und HERONS (III, S. 173) erkennen.

100 g Trockenmalz wurden mit 250 ccm destilliertem Wasser 16 Stunden stehen gelassen, dann klar filtriert. Das Extrakt enthielt in 100 ccm 9,956 fester Substanz, 100 ccm reduzierten 8,653 g Kupferoxyd, und gab das Extrakt im 100 mm-Rohre eine Abweichung von 8,5 °.

KÜHNEMANN (Ber. d. Deutsch. chem. Ges., 1875, S. 202, 387) und BROWN und HERON (III, S. 186) geben an, dass das Malzextrakt auch Rohrzucker enthalte und ein den Rohrzucker invertierendes Ferment.

In späteren Kapiteln muss häufig von quantitativen Bestimmungen des Fermentvermögens geredet werden, und ich will es deshalb nicht unterlassen, hier zuerst über die Methode dieser Bestimmung einige Mitteilungen zu machen.

Messung der Fermentwirkung einer Diastaselösung. Zur relativen Messung der Fermentwirkung einer Diastase enthaltenden Lösung ist die Grösse der Zeit benutzt worden, innerhalb welcher die Verflüssigung eines Kleisters, bei bestimmter Temperatur, unter Anwendung gleicher Mengen der Fermentlösung eintrat. Untersuchungen darüber, ob die Verflüssigungszeit der Fermentmenge umgekehrt proportional sei, sind nicht angestellt. Ich habe den Versuch gemacht, die Grösse der Fermentwirkung dadurch relativ zu messen, dass ich aus einem pulverisierten Darrmalz, unter Zusatz von Chloroform, eine haltbare Fermentlösung herstellte, diese als Normallösung benutzte und die Kleister verflüssigende Wirkung anderer Fermentlösungen direkt damit verglich 5 ccm des sorgfältig zubereiteten Kleisters wurden mit 1 ccm der relativ schwachen Normalfermentlösung versetzt und die zu prüfende Lösung so lange verdünnt, bis 1 ccm derselben in der gleichen Zeit die gleiche Wirkung erzeugte. Trotz aller Vorsicht waren die Resultate wenig befriedigend, da die Flüssigkeitsgrade schwer vergleichbar sind, und bei schwachen Fermentlösungen die Verflüssigung zu langsam eintritt, so dass eine Veränderung der Konsistenz des Kleisters, auch wenn er völlig steril ist, erfolgt.

Eine zweite Art der Methoden der Messung, welche versucht wurde, beruht auf der Schätzung der Fermentwirkung nach der Zeit, welche bis zum Verschwinden der Jodreaktion des Kleisters verläuft. Auch über die Anwendbarkeit dieser Methode liegen keine exakten Versuche vor. Nach meinen Erfahrungen sind die Schwierigkeiten, welche die Feststellung des Zeitpunktes der Entfärbung erschweren, die Eigenschaft des Kleisters, bei längerem Stehen in schwacher Fermentlösung sich zusammenzuballen, so dem Ferment schwer zugänglich zu werden und bei Jodzusatz nicht auffallend zu reagieren, die Eigenschaft der Pflanzensäfte, Jod zu absorbieren, an und für sich der Ausbildung der Methode sehr ungünstig. Es scheint ausserdem, als ob keine Proportionalität zwischen der Menge des Fermentes und der Zeit, in welcher dies Ausbleiben der Jodreaktion statthat, bestehe. Eine hierher gehörende Methode haben DUNSTAN und DIMMOCK an-

Digitized by Google

gegeben. DIETERICH in Helfenberg (I) hat sie zur Bestimmung des Diastasegehaltes der Malzextrakte angewandt.

Die exakteste Methode der Messung, welche wir besitzen, ist die von KJELDAHL.

Die KJELDAHL'sche Methode basiert auf der Erfahrung, dass bei gleichlanger Einwirkung von verschiedenen Mengen desselben Malzextraktes auf eine gleiche Menge gleichprozentigen Stärkekleisters bei einer gleichen Temperatur die Reduktionsfähigkeit der Mischung gegen FEHLINGS Lösung proportional der Menge des angewandten Malzextraktes wächst, solange das Reduktionsvermögen von 100 g Trockensubstanz nicht grösser ist als das Reduktionsvermögen von 30 g Dextrose (45 Proz. Maltose). Ist das Reduktionsvermögen $(R)_d$ höher als 30, so gilt das Gesetz der Proportionalität nicht mehr. Uebrigens ist die Proportionalität nicht absolut exakt, sondern das Reduktionsvermögen wächst stets ein Geringes weniger stark, als es der Diastasenmenge entsprechen würde.

KJELDAHL verfuhr bei der Bestimmung des relativen Wirkungswertes der Diastase folgendermassen:

Er stellte sich zuerst eine Stärkelösung dar, indem er 250 g Stärke verkleisterte, dann bei 80° mit 200 ccm auf 60—65° erhitztem Malzextrakt (1 pulverisiertes Darrmalz + 4 Wasser 6 Stunden stehen gelassen) versetzte und 20 Minuten auf 78—80° erhielt und hierauf aufkochte. Die Masse wurde dann bis auf einen Gehalt von 3,3 Proz. verdünnt.

Den Gehalt der Lösung von Trockensubstanz bestimmte KJELDAHL häufig mittelst des spez. Gew. und des O'SULLIVAN'schen Divisors 385. Hat eine invertierte Stärkelösung das spez. Gew. 1,02650, so enthält sie $\frac{2650}{385} = 6{,}88$ Proz. Trockensubstanz.

Die Lösung wurde dann durchgeseiht und zur Konservierung in Eis gestellt.

100 ccm der Lösung wurden in einem Wasserbade auf 60° gebracht, dann wurde Malzextrakt in gemessener Menge zugefügt und nach 20 Minuten in einem Bad von kochendem Wasser schnell erhitzt und einige Minuten darin stehen gelassen. Dabei durfte $(R)_d$ nicht über 25—30 steigen. Das Reduktionsvermögen wurde mittelst FEHLINGS Lösung durch Wägung des zu Kupfer reduzierten Kupferoxyduls bestimmt oder nach REISCHAUERS Methode.

LINTNER (ERDMANNS Journal für praktische Chemie, Bd. 34, 1886) glaubt wohl mit Recht, dass das Inversionsprodukt des Stärkekleisters, welches KJELDAHL zu seinen Versuchen anwendet, also seine 3,3-proz. Stärkelösung, ein unkonstantes Produkt sein muss, und schlägt vor, sich eine Lösung in folgender Weise zu bereiten: „Eine beliebige Quantität Prima-Kartoffelstärke wird mit 7,5-proz. Salzsäure gemischt, so dass die Säure über der Stärke steht. Nach siebentägigem Stehen bei gewöhnlicher Temperatur oder dreitägigem Stehen bei 40° hat die Stärke ihre Fähigkeit, Kleister zu bilden, verloren. Man wäscht die Stärke durch Dekantation mit kaltem Wasser aus, bis empfindliches Lackmuspapier kaum saure Reaktion mehr anzeigt, saugt das Wasser möglichst ab und trocknet die Stärke an der Luft. Man erhält so ein Präparat, das in heissem Wasser leicht und klar löslich ist. 2-proz. Lösungen

Digitized by Google

bleiben einige Tage klar oder schwach opalisierend, trüben sich aber dann, was indessen, wenn sonst keine Veränderungen eingetreten sind, ihrer Verwendung zur Diastasebestimmung keinen Eintrag thut. Konzentrierte Lösungen (10-proz.) gestehen beim Erkalten zu einer salbenartigen Masse. FEHLINGS Lösung wird in äusserst geringem Masse reduziert, welcher Umstand bei der Verwendung der Stärke indessen nicht berücksichtigt zu werden braucht." Zu dieser Vorschrift bemerke ich nur, dass es selbstverständlich äusserst wichtig ist, die LINTNER'sche Stärke völlig von Säure zu befreien, was übrigens nicht allzu schwierig zu erreichen ist. LINTNER empfiehlt dann eine wenig exakte, aber einfache Bestimmungsmethode der Fermentwirkung, die nach KJELDAHLS Prinzipien in Reagenzgläsern ausgeführt wird, auf welche ich nicht eingehe.

BROWN und MORRIS benutzten 1893 (S. 638) KJELDAHLS Methode, die sie für ihre Zwecke in der Weise änderten, dass sie das Ferment bei 30° 48 Stunden auf 2-proz. LINTNER'sche Stärkelösung einwirken liessen und zur Sterilhaltung 5 ccm Chloroform auf 1 Liter der Lösungen zusetzten.

Ich habe später gefunden, dass die grösste Annäherung an das KJELDAHL'sche Gesetz erreicht wird, wenn man bei 60° arbeitet; bei niedrigeren Temperaturen werden die Schwankungen in den Resultaten aus verschiedenen Gründen grösser.

Ich habe mich zur Bestimmung der relativen Fermentmenge in dem Endosperm und den Keimblättern von Mirabilis Jalapa, über welche in einem späteren Kapitel Näheres mitgeteilt ist, der gleichen Methode mit folgender Abänderung bedient.

100 ccm einer 2-proz. Lösung von lufttrockner LINTNER'scher Stärke wurden mit 0,1 g gekochtem oder ungekochtem Endosperm (oder Keimblatt) und 30 ccm Wasser, welche eventuell zum Nachspülen oder Aufkochen des Pflanzenteils benutzt wurden, und etwas Chloroform in einen 200 ccm-Kolben gegeben, der gut mit einem Kork verschlossen wurde.

Die zu vergleichenden Lösungen wurden zusammen genau 24 Stunden bei genau 30° digeriert.

Alle zu vergleichenden Lösungen wurden dann gleichzeitig zur Zuckerbestimmung benutzt. 30 ccm Kupfersulfatlösung + 30 ccm Seignettsalzlösung + 60 ccm Wasser wurden zum Kochen erhitzt, dann wurden 25 ccm einer der Stärkelösungen zugegeben und 2 Minuten kochen gelassen. Das Kupferoxydul wurde auf dem Asbestfilter gesammelt, im Wasserstoffstrome reduziert und gewogen.

Die äusserst geringe Menge des in der Flüssigkeit gelösten Chloroforms wirkt nicht in bemerkbarer Weise auf FEHLINGS Lösung ein, die durch dasselbe bewirkte Reduktion ist zu vernachlässigen. Das Aufkochen zur Tötung des Ferments wurde hier unterlassen, weil während des Erhitzens der Flüssigkeit von 30 auf 80° leicht noch eine unregelmässige Nachwirkung eintreten kann, da ja von 30—63° das Ferment erheblich stärker wirkt als bei 30°.

Die Beeinflussung der Diastasewirkung durch Kräfte und Stoffe.

Für das Verständnis der Wirkung der Diastase auf die Stärkekörner in der Pflanze kommen auch Momente in Betracht, die eine Schwächung und eine Verstärkung der Diastasewirkung hervorrufen. Wir wissen z. B., dass die

Digitized by Google

Stärkekörner in den Laubblättern sehr schnell gelöst werden, wenn wir für Abfuhr der Lösungsprodukte sorgen, dass sie bei verhinderter Ableitung nur sehr langsam angegriffen werden. Es fragt sich nun z. B. in solchen und ähnlichen Fällen, welche Mittel die Fermentwirkung in der Pflanze sistieren und welche ihre plötzliche Steigerung veranlassen. Wollen wir an die Beantwortung derartiger Fragen herantreten, so müssen wir das Verhalten der Diastase in der besprochenen Richtung genau kennen, und deshalb gehe ich auf diese Punkte ein.

Eine zuerst hierher gehörige Frage ist die, ob die Diastase bei der Arbeit der Stärkespaltung selbst eine Veränderung durch diese Leistung erfährt, oder ob sie imstande ist, wenn sie sonst nicht geschädigt wird, beliebige Stärkemengen zu spalten.

Die Untersuchungen über das Invertin, welche AD. MAYER (I, S. 95) anstellte, haben gezeigt, dass man annehmen muss, das Invertin verhalte sich wie Schwefelsäure, welche ja ebenfalls keine Zerstörung erleidet, wenn sie Zucker invertiert.

Vom Speichelferment behauptet PASCHUTIN (Centralblatt für med. Wissenschaft., 1871), dass es bei der Spaltung der Amylose eine Veränderung erleide. Für die Diastase haben einige Versuche von LINTNER (IV, S. 492) gezeigt, dass sie sich wahrscheinlich wie das Invertin verhält. LINTNER löste 0,05 g Rohdiastase aus Malz in 150 ccm 2-proz. Stärkelösung auf, bestimmte das Fermentativvermögen sofort und nach 24 Stunden, nachdem die Diastase hinlänglich Zeit gehabt hatte, auf die Stärke zu wirken. Es ergab sich, dass das diastatische Vermögen des Fermentes sich nicht verändert hatte.

Sehr wichtig für das Verständnis mancher physiologischen Vorgänge ist die Frage, ob die Wirkung der Diastase durch die Spaltungsprodukte der Amylose verlangsamt wird. Dabei sind zwei Fragen auseinanderzuhalten: 1) die Frage: Wird die Wirkung der Diastase auf Amylose in verdünnter Lösung durch Zusatz eines oder des anderen Spaltungsproduktes der Amylose geschwächt? 2) Die Frage: Wird die Wirkung der Diastase auf Amylose geschwächt, wenn man die Diastaselösung mit den Spaltungsprodukten sich sättigen lässt.

Für die erste Frage sind die Versuche von KJELDAHL von Interesse. KJELDAHL (I, S. 145) fand, dass Maltose in etwa 5-proz. Lösung die Diastasewirkung nicht in bemerkbarer Weise herabsetzt. BARANETZKI fand ferner (I, S. 31) auch einen Dextrosezusatz wirkungslos.

Die zweite Frage ist noch nicht zu beantworten versucht worden. Unwahrscheinlich ist es nicht, dass in stark konzentrierten Lösungen der Spaltungsprodukte eine Hemmung der Diastasewirkung eintritt.

Nach Analogie mit anderen katalytischen Prozessen ist zu vermuten, dass in stark verdünnten Amyloselösungen 1 Gewichtsteil Amylose durch eine bestimmte Menge der Diastase langsamer gespalten wird als in einer etwas konzentrierteren. Nach einigen Versuchen KJELDAHLS (I, S. 142) scheint es in der That, als ob das Gewicht der aus einer gleichen Quantität Amylose unter der Einwirkung der gleichen Fermentmenge entstehenden reduzierenden Substanz, alles übrige gleich gesetzt, in verdünnterer Lösung etwas geringer sei als in konzentrierter (höchstens 10-proz.) Lösung.

Digitized by Google

Organische und anorganische Säuren verstärken oder schwächen, je nach der Menge der zugesetzten Säure, die Fermentwirkung. LINTNER, welcher mit seiner Rohdiastase arbeitete, fand, dass bei Zusatz von 0,002 Proz. Schwefelsäure zur Diastaselösung eine ganz geringe Steigerung des Fermentvermögens eintrat, während 0,1 Proz. Schwefelsäure die Fermentwirkung sistierte. Diese Angabe stimmt mit KJELDAHLS Erfahrungen. Er beobachtete, dass Schwefelsäure, Salzsäure, Ameisensäure, Milchsäure, Buttersäure, Essigsäure, in kleinen Mengen (von Schwefelsäure z. B. 2 mg auf 100 ccm Lösung) zugesetzt, die Fermentwirkung bis auf höchstens 10 Proz. steigerten (KJELDAHL I, S. 148). In grösseren Mengen wirken alle diese Säuren schädigend auf die Diastasewirkung ein. Auch die Steigerung, welche Kohlensäure bei gewöhnlichem Drucke auf die Diastasewirkung ausübt, ist wohl nur eine geringe, immerhin von physiologischem Standpunkt bemerkenswert. Die Versuche von BASWITZ (I) und DETMER (III) über diese Frage sind nur primitiver Natur.

MÜLLER-Thurgau machte folgenden Versuch: In zwei Glaskölbchen wurden je 5 g reine Weizenstärke mit 50 ccm Malzauszug übergossen und nach 60 Stunden (bei 20° C) Versuchsdauer die Menge der neugebildeten Maltose bestimmt. Durch das eine Kölbchen wurde von Zeit zu Zeit sorgfältig gereinigte Kohlensäure, durch das andere jeweils während desselben Zeitraumes von Kohlensäure befreite Luft geleitet. Im übrigen waren die Fläschchen geschlossen. Bei Luftzutritt hatte sich gebildet 0,95 Proz. Maltose, bei Kohlensäurezufuhr 1,27 Proz. Maltose. Die Erhöhung der Fermentwirkung beträgt also für diesen Fall 25 Proz. Der Versuch müsste mit gefällter Diastase und unter Ausschluss der Bakterien wiederholt werden, wenn er korrekt sein und zugleich den Einfluss auf die Stärkekörner allein demonstrieren sollte.

Sehr merkwürdig sind die Angaben von MÜLLER-Thurgau (S. 804) über die Einwirkung der Kohlensäure auf die Diastasewirkung bei höherem Drucke, so dass es zu empfehlen ist, die Versuche mit völlig neutraler Stärke und LINTNERscher Rohdiastase zu wiederholen. Als MÜLLER Kohlensäure und Malzauszug bei 1, 2, 3 Atmosphären auf Kleister, bei 20°, 20 Minuten wirken liess, verhielten sich die entstandenen Zuckermengen wie 1,657, 2,016 und 2,78. Diese Steigerung der Fermentwirkung ist allerdings eine erhebliche, und wäre es nicht unmöglich, dass in der Pflanzenzelle die in Rede stehende Beziehung zwischen Kohlensäure und Ferment eine Rolle spielte.

Freies Alkali setzt die Wirkung der Diastase herab, wie KJELDAHL (I, S. 150) und andere Autoren zeigten. Schon 0,2 Proz. Ammoniak hindert die Diastasewirkung nach LINTNER (II, S. 489). Da es geboten ist, bei länger dauernden Versuchen mit Diastase die Bakterien auszuschliessen, so ist für uns auch das Verhalten dieses Fermentes gegen Desinfektionsmittel, gegen Bakteriengifte, von Wichtigkeit. Einige dieser Mittel schädigen die Diastase erheblich.

So z. B. drückt nach KJELDAHL (I, S. 152) der Zusatz von 0,4 g Karbolsäure auf 100 ccm Stärkelösung und 0,75 ccm Malzauszug, bei 60° die Wirkung von 100 auf 70 herab. 5 Proz. Karbolsäure unterdrückt die Fermentwirkung. Ebenso schwächt nach meinen Erfahrungen Thymol die Diastasewirkung etwas.

Wichtig für die pflanzenphysiologischen Versuche ist die Thatsache, dass in einer 0,2-proz. Tanninlösung die Diastase nicht mehr wirkt.

Dagegen wirkt Zusatz von Chloroform nicht schwächend auf Fermente,

Digitized by Google

wie MÜNTZ fand, auch nicht auf Diastase (MAYER I, S. 47), während es die Bakterienbildung völlig hindert. Die Untersuchungen von SALKOWSKI (Deutsch. med. Wochenschrift, 19. Apr. 1888) ergaben für Diastase das gleiche Resultat, während A. P. TOKKER (Weekbl. v. h. Nederl. Tijdschr. v. Geneeskunde, 1891, 29, 163) fand, dass Chloroform in grossen Dosen die Fermente in ihrer Wirkung schädige, nur deshalb wenig wirke, weil seine Löslichkeit in Wasser sehr gering sei. Bei meinen eignen Versuchen konnte ich keine schwächende Wirkung des Chloroforms auf Diastase nachweisen.

Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Diastase ist bisher nichts Sicheres bekannt geworden, obgleich es vom physiologischen Standpunkt schon deshalb interessant wäre, über das Verhalten der Diastase zum Licht aufgeklärt zu werden, weil die Laubblätter und andere Organe, in denen Stärkekörner gelöst werden sollen, häufig intensiver Beleuchtung ausgesetzt sind. Nach ADOLPH MAYER (I, S. 41) schädigt Belichtung das Labferment, dagegen nicht das Invertin. Versuche, welche Herr LINZ in meinem Laboratorium anstellte, zeigten, dass Malzauszug, welcher intensiv beleuchtet wird, an Wirksamkeit schneller verliert als unbeleuchteter; zerstreutes Licht wirkt kaum ein.

Versuch: Malzauszug (1 : 100) wurde a) im Dunkeln, b) im zerstreuten Licht und c) im Sonnenlicht 8 Wochen stehen gelassen. 5 ccm dieses Malzauszuges geben für a 49 mg Kupfer, für b 48 mg Kupfer, für c 10 mg Kupfer.

Da in den Zellen der Pflanze oft ein hoher Druck herrscht, so ist es nicht ohne Interesse, zu wissen, ob Diastase unter erhöhtem Druck energischer arbeitet. MÜLLER-Thurgau (I, S. 805; 1885) fand, dass sich die durch eine Diastaselösung hervorgerufene Zuckerbildung bei 1, 2, 3 Atmosphären Druck wie 1 : 1,05 : 1,11 verhielt. Man könnte danach erwarten, dass sich bei 15 Atmosphären Druck vielleicht die Wirksamkeit der Diastase verdoppelte.

Dass die Diastase selbst bei — 3° noch zu wirken vermag, hat KRABBE (I) nachgewiesen; ihre Wirksamkeit scheint auch durch Abkühlen unter den Gefrierpunkt nicht geschwächt zu werden. Dagegen tritt eine vollständige Zerstörung der Wirksamkeit der Diastase ein, wenn man verdünnte Diastaselösungen auf 100° erhitzt. Konzentrierte Diastaselösungen sollen nach HÜPE (Bot. Jahresb., 1881) auf 100° erwärmt werden können, ohne dass die Diastase völlig unwirksam wird. Unter Umständen verliert eine verdünnte Diastaselösung ihre Wirksamkeit schon völlig bei 75°; es scheint die Zerstörung der Fermentwirkung unter verschiedenen Verhältnissen bei einer verschieden hohen Temperatur einzutreten.

Für uns von geringem, für die Praxis von grossem Interesse ist die Frage nach der Veränderung, welche das Malzextrakt, eventuell die Diastase, beim Erwärmen auf höhere Temperaturen erleidet.

Dass Malzextrakt beim Erwärmen in seiner Eigenschaft, die Reduktionsfähigkeit einer Amyloselösung zu bewirken und zu erhöhen (zuckerbildende Eigenschaft), geschwächt wird, geht aus folgenden Versuchen hervor. KJELDAHL (I, S. 121) erwärmte Malzextrakt eine bestimmte Zeit lang auf verschiedene Temperaturen über 54° und liess dann bei 55° 8 ccm des Malzextraktes eine bestimmte Anzahl von Minuten auf einen Stärkekleister aus 10 g Stärke und 200 ccm Wasser einwirken. Die Experimente ergaben folgende Zahlen:

Digitized by Google

No. 1	vorher erwärmt	auf	73°,	Einwirkungsdauer	6	Minuten;	$(R)_d$	= 11,6
„ 2	„	„	„ 73°,	„	15	„	„	= 8,9
„ 3	„	„	„ 65°,	„	6	„	„	= 24,9
„ 4	„	„	„ 65°,	„	18	„	„	= 15,2
„ 5	„	„	„ 55°,	„	5	„	„	= 42
„ 6	„	„	„ 55°,	„	15	„	„	= 42

Nach Versuch 1, 3 und 5 nimmt also die zuckerbildende Wirksamkeit des Malzextrakts um so schneller ab, je höher die Temperatur ist, auf welche man das Extrakt erhitzt. Die Vergleichung der Versuche 1 mit 2 und 3 mit 4 ergiebt, dass die Schwächung um so stärker wird, je länger man das Extrakt auf eine bestimmte Temperatur erhitzt. Unter 60° tritt eine erkennbare Schwächung in der kurzen Versuchszeit von 10 Minuten nicht ein, wie aus den Versuchen 5 und 6 hervorgeht.

Adolph Mayer (I, S. 38) zeigte auch, dass eine Rohdiastase, welche während $5^1/_2$ Stunden auf 62° erhitzt worden war, längere Zeit brauchte, um alle Amylose in Amylodextrin zu verwandeln, als die gleiche Diastase, wenn sie nicht erhitzt worden war.

Unter 62° scheint die Schwächung der „zuckerbildenden" Eigenschaft der Diastase viel langsamer zu verlaufen, doch bei jeder Temperatur einzutreten.

Wenn man Malzauszug längere Zeit auf 40° erhitzt, so wird seine zuckerbildende Wirkung noch ziemlich schnell geschwächt.

Aber selbst bei Temperaturen von 20° nimmt die Wirksamkeit eines Malzextraktes langsam ab.

Ein Malzauszug wurde frisch bereitet und auf sein Fermentvermögen nach Kjeldahls Methode geprüft. 5 ccm erzeugten in einer Stärkelösung unter bestimmten Umständen so viel Zucker, das derselbe 126 mg Kupfer lieferte; als das Extrakt 3 Wochen im Dunkeln, unter Zusatz von Chloroform gestanden hatte, erzeugte es nur noch eine Zuckermenge, welche unter gleichen Verhältnissen 61 mg Kupfer abschied; nach 6 Wochen erhielten wir nur 30 mg Kupfer. Die Wirksamkeit war also in 6 Wochen auf $^1/_4$ herabgesunken.

Danach findet also ein allmähliches Unwirksamwerden des Malzextraktes bei allen Temperaturen statt, jedoch nimmt die Zeit, in welcher eine gleiche Verminderung der Wirksamkeit zustande kommt, sehr schnell mit der Temperatur ab und ist vorzüglich bei Temperaturen über 62° relativ kurz.

Auf den Verlauf der Schwächung der Diastase sind übrigens andere Stoffe, welche in dem Malzauszug vorkommen, auch von Bedeutung. Interessant ist in dieser Hinsicht die Angabe, dass bei Gegenwart von Stärke in den Lösungen die Diastase beim Erwärmen nur um die Hälfte so stark geschwächt wird als in rein wässriger Lösung (Lintner IV, S. 481).

Eine andere Frage ist die, ob beim Erhitzen der Diastase nur eine Zerstörung eines bestimmten Gewichtsteiles des Fermentes stattfindet, während der übrig bleibende Teil dieselben Eigenschaften besitzt, als sie der zerstörte besass, oder ob das Ferment durch das Erhitzen in irgend einer Weise in seinen Eigenschaften verändert wird.

Nach Bourquelot (I, p. 578) scheint es fast, als finde das letztere statt. Bourquelot fand, dass mit einer Diastaselösung, welche 12 Stunden auf 68° erhitzt worden war, sich das Reduktionsvermögen einer Amyloselösung nur

Digitized by Google

bis zu $(R)_d = 28{,}6$ steigern liess. Er liess 10 ccm, 20 cm, 30 ccm, 60 ccm dieser Diastaselösung mit 50 ccm 1-proz. Stärkelösung 3 Tage bei gewöhnlicher Temperatur in Kontakt und fand, dass in allen 4 Fällen das Reduktionsvermögen ungefähr 28,4 betrug. Dagegen zeigte ein oberflächlich angestellter Versuch, dass beide Diastaselösungen ungefähr gleichzeitig die Amylose bis zur Nichtfärbbarkeit mit Jod brachten, also gleich schnell Amylose und auch Amylodextrin angriffen.

Nicht erhitzte Diastaselösung müsste $(R)_d$ auf ungefähr 60 gebracht haben. Aehnliche Resultate erhielt schon 1870 SCHWARZER (Journ. f. prakt. Chemie, Bd. 1, 1870, p. 212). Es wäre danach nicht unwahrscheinlich, dass über 63° erhitzte Diastase Dextrin viel langsamer spaltet als unerhitzte, und dass ihr Vermögen, Amylose zu spalten, beim Erhitzen viel weniger stark abnimmt als das Vermögen, Dextrin zu spalten. Es müssen Versuche über den Einfluss der unerhitzten und erhitzten Diastase auf Amylose, Amylodextrin und Dextrin angestellt werden.

Obgleich durch Erwärmen die Diastase stets in der Weise verändert wird, dass das Gewicht 1 nach dem Erwärmen in der Zeiteinheit weniger kupferreduzierende Substanz erzeugt als vor dem Erwärmen, wächst doch das Verzuckerungsvermögen der Diastase bis zu Temperaturen unter 63° stetig. Wie diese Steigerung erfolgt, geht aus den folgenden Angaben KJELDAHLS hervor:

KJELDAHL (I, S. 121) liess 8 ccm vorher nicht erhitztes Malzextrakt 15 Minuten, bei der Erhitzungstemperatur auf reinen Kleister aus 10 g Stärkemehl + 200 ccm Wasser einwirken, wobei also jedesmal das Extrakt 15 Minuten auf die betreffende Temperatur erhitzt wurde, und erhielt folgende Zahlen:

Temperatur	Kupfer	Differenz für 1° C ungefähr
19°	17,3	
		+ 0,8
35°	30,5	
		+ 0,6
54°	41,3	
		+ 0,08
63°	42	
		— 2,0
64°	40	
		— 1,5
67°	34	
		— 2,5
69°	29	
		— 5,5
71°	18	
		— 1,6
77°	8	
86°	0	

Daraus geht hervor, dass bis 54° das Verzuckerungsvermögen des Fermentes mit der Temperatur langsam zunimmt, von 54—63° ungefähr auf einem Maximum bleibt, dann aber sofort stark sinkt.

Ich vermute, dass wir es bei der Wirkung der Diastase auf Amylose, Amylodextrin, Dextrin mit einem katalytischen Prozesse zu thun haben, der nur dadurch scheinbar von der katalytischen Säurewirkung abweicht, dass die Diastase durch allerhand Einflüsse leicht zerstört, vielleicht, wie gesagt, auch verändert wird.

Nach TAMMANN (Zeitschr. f. physik. Chemie, 1889, 3. Bd., S. 25), welcher mit Emulsin und Invertin arbeitete, sind die fermentativen Reaktionen dieser

Digitized by Google

Enzyme unvollständig, führen aber zu keinen Gleichgewichtszuständen. Es scheint mir, dass die Versuche von TAMMANN den Beweis für diese Behauptung durchaus nicht mit Sicherheit erbringen. Leider sind die Angaben TAMMANNS alle zu wenig ausführlich, um eine genaue Kritik der Arbeit zuzulassen. Ich will nur bemerken, dass TAMMANN nicht angiebt, wie lange er auf den Endzustand gewartet hat, und es ist nach den Thatsachen, welche wir für Invertin kennen, gar nicht unwahrscheinlich, dass TAMMANN den Endpunkt der Reaktion nicht abgewartet hat. MAYER (I, S. 86) fand ja, als er 20 ccm Rohrzuckerlösung mit 2 ccm einer sehr verdünnten Invertinlösung vermischte und tagelang bei gewöhnlicher Temperatur stehen gelassen hatte, folgendes:

Zeit	Prozentisch überhaupt invertiert	In 1 Stunde invertiert
Nach 1 Stunde	1	1
„ 17½ Stunden	1,6	
„ 22½ „	18,2 – 23,4	1
„ 44 „	39,8	0,8
„ 95 „	66,2	0,5
„ 120 „	74,4	0,3
„ 145 „	83,2	0,35
„ 169 „	90,6	0,35

Daraus kann man schliessen, dass bei gewöhnlicher Temperatur nach einigen Tagen alles invertiert sein würde.

Wenn man dann nach Analogie mit TAMMANNS Verfahren Rohrzucker durch eine katalytisch wirkende Säure bei einer Temperatur von 80° bis auf 90 Prozent invertieren würde, dann die Flüssigkeit auf 0° abkühlen würde, so müsste man vergeblich auf eine Umkehrung des Prozesses warten. Diese Umkehrung der Reaktion brauchte übrigens auch nicht einzutreten, wenn bei 80° bis zum Gleichgewichte invertiert würde; ja sie könnte sogar bei 0° noch wieder weiter gehen; denn wenn auch die invertierende Geschwindigkeit der Säure bei 80° viel grösser ist als bei 0°, so kann doch das Gleichgewicht bei 0° mehr nach rechts liegen als bei 80°, weil ja auch die entgegenwirkende Reaktion in ihrer Geschwindigkeit geändert wird und nichts auf die absolute Grösse der Geschwindigkeit ankommt, sondern alles nur auf die relative Grösse.

Es würde meiner Ansicht nach von grösster Wichtigkeit für die Erforschung der Diastasewirkung sein, wenn die für den Säureinversionsprozess gefundenen Sätze von physiologischer Seite bei den Versuchen mit Diastase und anderen Enzymen eine eingehende vorbildliche Berücksichtigung fänden, und nur aus diesem Grunde habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass die Angaben TAMMANNS, dieses vortrefflichen physikalischen Chemikers, wohl infolge ungenügender Vertrautheit mit der physiologischen Chemie, wahrscheinlich unrichtig sind.

Digitized by Google

C. Die Spaltung der β-Amylose durch Diastase.

Ueber den Verlauf des Spaltungsprozesses der Amylose sind verschiedene Hypothesen aufgestellt, auf welche ich nicht eingehen will, da sie den jetzigen Kenntnissen nicht mehr Rechnung tragen. Die kurze Auseinandersetzung, welche ich in diesem Kapitel biete, soll dazu dienen, die Beziehungen, welche zwischen den verschiedenen Spaltungsprodukten der Amylose bestehen, soweit es unsere Kenntnisse erlauben, klar zu legen und das Verständnis für das folgende Kapitel zu erleichtern.

Ueber die Grösse des Amylosemoleküls sind wir nicht unterrichtet. Es scheitert eine Bestimmung der Molekulargrösse mittels der Gefrierpunkts- oder Siedepunktsmethode an der Schwerlöslichkeit der Amylose in Wasser bei Temperaturen unter 138°. Die scheinbaren Lösungen sind ja nur Gemenge der zähen Tröpfchen der Lösung von Wasser in Amylose und Wasser oder einer äusserst verdünnten Amyloselösung. Die Angaben von Brown und Morris (II, S. 465), dass nach den Zahlen, welche Raoults Methode lieferte, das Molekulargewicht der Amylose zwischen 20000 und 30000 liegen müsse, sind deshalb nicht als richtig anzuerkennen. Als sicher ist wohl nur der Schluss anzusehen, den wir machen wollen, dass die Amylose ein grösseres Molekül besitzen muss als das Amylodextrin und Dextrin, also ein Molekulargewicht über 2000. Da die Baryumverbindung der Amylose ungefähr die Zusammensetzung $(C^6H^{10}O^5)^8BaO$ besitzt, so ist es wahrscheinlich, dass die Anzahl der Kohlenstoffatome, welche in dem Amylosemolekül enthalten sind, ein Vielfaches von 48 ist. Der Inversionsprozess der Amylose macht es mir wahrscheinlich, dass das Amylosemolekül mindestens 192 Kohlenstoffatome enthält, ein Molekulargewicht von über 5000 besitzt. Dieses grosse Molekül, welches vermutlich in seiner Zusammensetzung der allgemeinen Formel $(C^6H^{12}O^6)^n - (H^2O)^{n-1}$ folgt, welcher auch die Maltose sich unterordnet, wird, das ist sicher festgestellt, unter Einwirkung der Diastase unter Aufnahme von Wasser gespalten; denn die Elementaranalyse der Amylose liefert uns für die empirische Zusammensetzung Zahlen, welche die ungefähre Gültigkeit der Formel $(C^6H^{10}O^5)^n$ sicher machen, und diese Verbindung von einem Molekulargewicht über 2000 geht völlig in die wasserreichere Maltose $(C^{12}H^{22}O^{11})$ von dem Molekulargewicht 342 über, wenn wir sie längere Zeit, bei gewöhnlicher Temperatur mit Diastase behandeln. Meine Versuche haben mir gezeigt, dass die Maltose durch Diastase auch bei langer Behandlung nicht in Dextrose gespalten werden kann. Bei den Versuchen, welche positive Resultate ergaben (z. B. Musculus IV, S. 181) haben wahrscheinlich Bakterien mitgewirkt.

Ebenso sicher, wie wir wissen, dass Amylose durch Diastase völlig in Maltose gespalten werden kann, wissen wir auch, dass bei dieser Spaltung bestimmte Zwischenprodukte entstehen können. Von solchen Zwischenprodukten sind bekannt geworden das Amylodextrin, das Dextrin und die Isomaltose. Von diesen Körpern besitzen das Dextrin und Amylodextrin ein grösseres, die Isomaltose dasselbe Molekulargewicht wie die Maltose. Andere Körper hat man bisher aus dem diastatischen Inversionsprodukten nicht isoliert; unwahrscheinlich ist es ja nicht, dass noch dem Dextrin ähnliche Körper von niedrigeren Molekulargewichten beim Inversionsprozesse der Amylose auftreten, aber es ist durch

Digitized by Google

nichts bewiesen, dass es geschieht. Ueber die Stellung, welche die bekannten Zwischenprodukte der Spaltung im Spaltungsprozesse einnehmen, ist bis jetzt wenig Sicheres zu sagen.

Sicher ist es, dass gleich im Anfang der Einwirkung von Diastase auf Amyloselösung Amylodextrin entsteht, welches aber sehr schnell eine weitere Spaltung erleidet. Es geht diese Thatsache daraus hervor, dass sofort, wenn Diastase mit Amyloselösung in Beziehung gebracht wird, die blaue Jodreaktion der Amylose einer violetten Platz macht. Lässt man bei 60° auf 100 ccm 6-proz. Amyloselösung 5 ccm vorher auf 60° erhitzten Malzextrakt einwirken, so ist (Brown und Heron, III, S. 214) nach $2^1/_2$ Minuten violette Jodreaktion (sie tritt jedoch selbstverständlich schon früher ein), nach 5 Minuten tiefbraune Jodreaktion, nach 30 Minuten keine Jodreaktion mehr zu konstatieren. Nach 5 Minuten war also unter diesen Umständen schon alle Amylose verändert und dafür eine grosse Menge von Amylodextrin im Reaktionsgemische vorhanden.

Dass in einem solchen, sich mit Jod tief braun färbenden Reaktionsgemische schon viel Dextrin vorhanden ist, geht aus der Thatsache hervor, dass man aus ihm Dextrin in grösserer Menge abscheiden kann. Lintner und Düll vermochten deshalb auch ein sogenanntes Erythrodextrin in grösserer Menge zu erhalten, ein Gemisch von Dextrin und Amylodextrin, wie es früher schon von Musculus und Gruber erhalten wurde.

Trotzdem braucht die Amylose nicht in Amylodextrin und Dextrin gespalten zu werden; es ist vielmehr wahrscheinlich, dass aus der Amylose direkt nur Amylodextrin hervorgeht. Das Dextrin kann die Muttersubstanz des Amylodextrins nicht sein, da aus ihm niemals eine mit Jod sich rot färbende Verbindung entsteht; wohl aber bildet sich, wie ich mit Sicherheit nachgewiesen habe, durch Diastase bei 55° aus Amylodextrin Dextrin. Wenn es nur ein Dextrin giebt, so muss danach angnommen werden, dass die Diastase aus Amylose niemals Dextrin bildet; wohl aber bliebe es fraglich, ob nicht geichzeitig neben Amylodextrin Maltose oder Isomaltose entsteht.

Mit der Annahme, dass durch die Diastase das Amylosemolekül zuerst in Amylodextrin, dieses in Dextrin und Isomaltose gespalten werde, sind die Angaben über die successive Aenderung der Drehung und Reduktion der Amyloselösung unter dem Einfluss der Diastase nicht in Widerspruch, wenn man das im Auge behält, was man über das Verhalten des Amylodextrins, des Dextrins und der Isomaltose zur Diastase weiss.

Amylodextrin wird bei 55° schon in 60 Minuten unter dem Einflusse der Diastase vollständig gespalten; Dextrin braucht unter günstigen Umständen etwa die dreissigfache Zeit zur Umwandlung in Maltose, es widersteht vorzüglich bei Temperaturen über 63 sehr energisch der Einwirkung der Diastase.

Lässt man nun Diastase auf Amylose bei Temperaturen über 60° einwirken, so wird der Erfolg danach wahrscheinlich der sein, dass sofort Amylodextrin entsteht, dessen Bildung bis zur völligen Spaltung der Amylose fortdauert; gleichzeitig beginnt aber auch die Spaltung des Amylodextrins in Dextrin und Isomaltose, und läuft neben der Amylodextrinbildung her.

Wenn alle Amylose in Amylodextrin gespalten würde, ohne dass das Amylodextrin in Angriff genommen würde, so müsste nach Verschwinden der Blaufärbung, bei Eintritt der reinen Rotfärbung durch Jod, $(\alpha)^D$ des Reaktionsproduktes ungefähr 194° betragen, $(R)_{d\,7}$. Da aber das Amylodextrin sofort

Digitized by Google

weiter gespalten wird, so muss nach Eintritt der reinen Rotfärbung $(\alpha)_D$ niedriger, $(R)_d$ höher sein.

Wie sich die Zahlen für $(\alpha)_D$ und $(R)_d$ verhalten werden, wird von der Temperatur, bei welcher die Einwirkung der Diastase erfolgt, wesentlich abhängen. Aus den vorhandenen Versuchsresultaten lässt sich wenig ersehen, doch stehen sie nicht in Widerspruch zu den gemachten Annahmen. Es seien nur zwei Versuchsreihen, die noch am meisten von allen für uns Brauchbares enthalten, angeführt, die zugleich zeigen, wie verschieden die Resultate unter verschiedenen Umständen ausfallen.

Brown und Heron (III, S. 214) brachten 5 g verkleisterte Stärkekörner mit 30 ccm vorher auf 76° erwärmtem Malzextrakt zusammen, füllten auf 100 ccm auf und liessen bei 75° einwirken. Drehung, Reduktion und Jodreaktion waren nach den angegebenen Zeiten die folgenden

Minuten	$(\alpha)_{j\ 886}$	$(\alpha)_D$ berechnet	$(R)_{d\ 886}$	Jodreaktion
2,5	205	188		viel Amylodextrin
5	200,3			viel Amylodextrin
10	196			geringe Färbung
20	195,5			keine Färbung
30	195,5	175		
45	194,6			
60	194,6		23	
Zusatz von 15 ccm Malzextrakt				
70	194,4			
90	194,4			

Schiffferer (I, S. 48) behandelte Amyloselösung mit Diastase bei einer Temperatur zwischen 58 und 63° C und erhielt folgende Resultate:

Versuchsreihe I, Temperatur 58—63° C.

Behandelt mit 1 g Diastase	Jodreaktion	$(R)_m$	$(\alpha)_D$	Osazonschmelzpunkt
10 Minuten	tiefblau	26,6	176,2	164°
20 „	rot	45,5	164,1	166°
50 „	rotbraun	62,35	152,2	166°
80 „	**Jodfarbe**	**65,9**	**152,1**	165°
180 „	**keine**	**66,9**	**151,2**	
300 „	„	68,4	151	170°

Die Zahlen, welche Schiffferer für die 20—80 Minuten lange Einwirkung der Diastase giebt, sind für uns von Interesse, weil sie mit den gemachten Annahmen in annähernder Uebereinstimmung stehen. Als wir direkt vom Amylodextrin ausgingen, erhielten wir nach dem Verschwinden der Rotfärbung ungefähr 165 für $(\alpha)_D$ und 28 für $(R)_d$. Da bei Anwendung von Amylose während der 15 Minuten, welche bis zur völligen Umwandlung der Amylose in Amylodextrin verliefen, auch die Umwandlung der Spaltungsprodukte des Amylodextrins Fortschritte machte, so muss nach dem Verschwinden der Rotfärbung die Drehung etwas schwächer als 165, die Reduktion etwas stärker als 28 sein. Nach 80 Minuten, als fast alles Amylodextrin zerstört war, fand Schiffferer für $(\alpha)_D$ 152, für $(R)_d$ 40, als er noch rote Reaktion mit Jod erhielt, für $(\alpha)_D$ 164, für $(R)_d$ 50.

Beweise für die Richtigkeit der gemachten Hypothesen lassen sich selbst-

Digitized by Google

verständlich so nicht erbringen; es sollen diese Ueberlegungen nur den Weg andeuten, wie solche zu erlangen sein würden, und die Vorstellung erläutern, welche ich mir über die betreffenden Vorgänge gebildet habe.

Einen Einblick in den Verlauf des Abbauprozesses, welchen Diastase von einem bestimmten Wirkungswerte, bei einer bestimmten Temperatur hervorruft, wird man nicht eher gewinnen können, bis die Produkte und der Verlauf der Spaltung des reinen Amylodextrins und des reinen Dextrins unter dem Einflusse gleichstarker Diastase, bei gleicher Temperatur ganz bekannt sind. Zur Erforschung dieser Vorgänge sind aber kaum die ersten Anfänge gemacht worden.

Welche Rolle die Isomaltose im Inversionsprozesse der Amylose spielt, ist auch bis jetzt noch nicht aufgeklärt. SCHIFFERER (I, S. 52) meint auf Grund des Schmelzpunktes der aus den Inversionsprodukten hergestellten Osazongemische der Maltose und Isomaltose (in der eben mitgeteilten Tabelle sind die Osazongemische mit angegeben) annehmen zu sollen, dass sämtliche Maltose, welche sich bei der Inversion bildet, aus zuerst entstandener Isomaltose hervorgegangen sei. Die Beobachtungen SCHIFFERER's lassen sich aber auch verstehen, wenn man annimmt, dass das Amylodextrin Dextrin und Isomaltose, das Dextrin sofort Maltose liefert.

Nach allem, was wir einigermassen sicher wissen, darf man sich den Prozess der durch Diastase bewirkten Amylosespaltung vorläufig vielleicht folgendermassen vorstellen:

Die Amylose zerfällt zuerst, unter Wasseraufnahme, in zwei oder mehrere Moleküle Amylodextrin; dieses wird in Dextrin und Isomaltose gespalten; Dextrin liefert bei weiterer Spaltung Maltose, und die Isomaltose geht durch Umlagerung in die gleiche Substanz über.

D. Makrochemie und Mikrochemie der Stärkekörner.

Ueber die Reindarstellung der Stärkekörner und über einige wichtige Stärkesorten des Handels.

Zwischen den noch in den Zellen liegenden Stärkekörnern, den Stärkekörnern der in der Technik dargestellten Stärkesorten und den möglichst gereinigten Stärkekörnern sind mehr oder weniger grosse Unterschiede zu konstatieren. Vorzüglich, um auf diese Unterschiede aufmerksam zu machen, welche sowohl für die mikrochemische als makrochemische Untersuchung in Betracht kommen, will ich diesen Abschnitt voranstellen.

Die Kartoffelstärke. Zur Herstellung der Kartoffelstärke im Grossen wäscht man die Kartoffeln zuerst möglichst gut ab; geschieht es unvollkommen, so gelangt mehr oder weniger Bodenmasse in die Stärke und erhöht den Aschengehalt derselben. Hierauf zerreibt man die Kartoffeln in besonderen Reibmaschinen zu einem feinen Breie, welcher dann hauptsächlich aus den zerrissenen Zellwänden, den Protoplasten, den Stärkekörnern und dem Zellsafte besteht. Der sich an der Luft schnell braun färbende Zellsaft der Kartoffel, welcher in der Zelle die Körner nicht durchtränkt, hat dabei Gelegenheit, in die sehr porösen Stärkekörner einzudringen, und diese, welche bis 40 Proz. Wasser

Digitized by Google

aufnehmen können, absorbieren, ähnlich wie die Kohle, manche Stoffe sehr energisch und halten sie sehr fest Man kann das bei der Kartoffelstärke besonders leicht an dem später zu erwähnenden stark riechenden Körper, den die Handelsstärke enthält, erkennen. Den Brei der geriebenen Kartoffel bringt man auf feine Siebe und reibt ihn in den Siebapparaten mittelst Bürsten und unter Zufluss von Wasser, so dass die Stärkekörner durch das Sieb fallen, die Zellreste möglichst auf dem Siebe bleiben. Letzteres geschieht selbstverständlich nicht vollkommen; es gehen vielmehr reichlich feine Zellwandpartikel und Plasmareste mit durch die Siebe. Man bringt die Stärke zum Absetzen in grosse Gefässe, zieht nach dem Absetzen den verdünnten Zellsaft ab, rührt die Stärke mit Wasser auf, lässt sie etwas in Ruhe, so dass sich der Sand u. s. w. setzen kann, und zieht dann die Stärkemilch von dem Bodensatze ab. Nachdem sie 4 bis 6 Stunden gestanden, hebt man das Waschwasser ab und schabt die oberste Schicht des Absatzes, welche hauptsächlich die kleinen Stärkekörner und die spezifisch leichten Verunreinigungen enthält, los, um sie später besonders weiter zu verarbeiten. Einer gleichen Reinigung wird die Stärke höchstens noch zweimal unterworfen; schliesslich wird sie nochmals durch ein feines Sieb getrieben. In anderen Fabriken reinigt man die Stärke dadurch, dass man die von dem Stärkebrei ablaufende Flüssigkeit über schiefe Ebenen laufen lässt und so schlemmt, schliesslich noch ein paar Mal mit Wasser aussüsst.

In allen Fällen ist die Reinigung der Stärke eine relativ unvollkommene; weder eine völlige Entfernung der Zellreste noch vollständiges Auswaschen des Zellsaftes erfolgt in der Technik. Es ist ferner zu bemerken, dass manche Kartoffelstärkefabriken verdünnte Schwefelsäure zur Reinigung der Stärke benutzen, vorzüglich dann, wenn sich die Stärke zu langsam aus den Flüssigkeiten absetzt. Man neutralisiert dann gewöhnlich die letzten Waschwasser mit Ammoniak. Hie und da wird die Kartoffelstärke auch durch Chlorkalk gebleicht, auch mit Sodalösung, Potaschelösung oder ganz schwacher Aetznatronlösung gewaschen. Je nachdem das eine oder das andere dieser Verfahren zur Anwendung kommt, wird also die Art der von den porösen Körnern aufgenommenen Substanzen, die Reaktion und der Aschengehalt verschieden sein können.

Schliesslich trocknet man die Stärke in sehr verschiedener Weise in den Fabriken. Meist wird die Stärke erst durch Centrifugen ausgeschleudert, dann bei einer mit 25° beginnenden, nach und nach bis auf 100° gesteigerten Temperatur, in Trockenstuben getrocknet. Auch von der Art dieses Trocknens kann die Eigenschaft der Stärke beeinflusst werden, vorzüglich dann, wenn die Stärke etwas sauer ist, oder wenn das Trocknen rasch ausgeführt wird.

Die Kartoffelstärke des Handels enthält nun in der That zuerst sehr verschiedene Mengen mineralischer Stoffe. So fanden die verschiedenen Autoren folgende Aschenmengen:

Jaquelin (1840) 0,34 Proz. der bei 130° getrockneten Stärke,

Wolff (1857) 0,2115 Proz.,

W. Nägeli (I, S. 33; 1874) 0,62 Proz. der bei 120° getrockneten Stärke,

Allhin (I, S. 79; 1880) 0,9 Proz. der wasserfreien Stärke,

Salomon (I, S. 91; 1883) 0,27 Proz. der lufttrocknen Stärke.

Die Reaktion der Handelsstärke variiert sehr; sie ist jetzt meist sauer, selten alkalisch. Neutrale Kartoffelstärke habe ich nicht im Handel gefunden.

Digitized by Google

SOXHLET fand Kartoffelstärkesorten, von denen 100 g 12 bis 85 ccm $^1/_{10}$ Normalnatron sättigten (I, 1881).

Ueber den Gehalt der Stärke an Zellresten verschafft man sich einen Ueberblick durch Lösen der Stärke in 25-proz. Salzsäure. Man rührt 10 g der Stärke in 20 g der Salzsäure ein und erwärmt den entstehenden Kleister ein paar Minuten auf 40°, dann verdünnt man die Lösung mit 20 g Wasser und lässt absetzen. Hierbei entwickelt sich zugleich, durch Zersetzung eines durch die Körner aus dem Zellsafte aufgenommenen Körpers ein intensiver Geruch, welcher um so stärker ist, je schlechter die Stärke gewaschen wurde. PAYEN hat den stark riechenden Körper isoliert. Die Menge der in verdünnten Säuren unlöslichen Rückstände der Kartoffelstärke, welche aus mechanischen Verunreinigungen der Stärke, vielleicht auch teilweise aus α-Amylose bestanden, ist verschiedene Male bestimmt worden:

ALLHIN (I, S. 82, 1880) erhielt 0,3 Proz. Rückstand aus der wasserfreien Stärke; SALOMON (I, S. 93, 1883) 0,247 Proz. aus der lufttrocknen Stärke. Der Rückstand, welchen SALOMON erhielt, war in Aether grösstenteils löslich.

Meist enthält die Kartoffelstärke etwas Stickstoff. Ich fand in einer Sorte 0,322 Proz. N.

Der Wassergehalt der Handelsstärke beträgt meist ungefähr 20 Proz. (z. B. SOXHLET, I).

Ueber den Gehalt der Handelsstärke an Zellsaft oder, besser gesagt, an löslichen Verunreinigungen kann man sich am leichtesten durch Schütteln einer Probe mit dem doppelten Volumen von Ammoniak orientieren, da sich dieser dadurch um so mehr braun färbt, je schlechter die Stärke gewaschen wurde.

Trotz dieser Verunreinigungen ist die Kartoffelstärke gewöhnlich von den bei uns gewonnenen Stärkesorten die reinste. Zur Selbstgewinnung der Stärke eignet sich von den uns zu Gebote stehenden Pflanzen die Kartoffel sicher am besten. Ich habe zu meinen Versuchen die Stärke in folgender Weise dargestellt. Die Kartoffeln wurden sehr sauber geschält, gewaschen und unter der zehnfachen Menge destilliertem Wasser auf dem Reibeisen zerrieben. Der Brei wurde auf ein äusserst feines Messingsieb gebracht und mit destilliertem Wasser ausgewaschen. Die Stärkemilch liess ich in einer Flasche absetzen, zog die Flüssigkeit dann sofort von dem Bodensatze ab und schüttelte den letzteren mit einer sehr verdünnten Ammoniakflüssigkeit (2 g Ammoniak auf 100 g Wasser) kräftig durch. Als sich etwa $^9/_{10}$ der Stärke abgesetzt hatten, wurden die leichteren Partikel mit der Flüssigkeit abgegossen. Das Verfahren wurde noch einmal wiederholt, dann wurde mit ammoniakalischem Wasser so lange gewaschen, bis dieses ungefärbt blieb. Schliesslich wurde mit destilliertem Wasser bis zum Verschwinden der alkalischen Reaktion gewaschen. Die Stärke wurde hierauf durch ein sehr feines Seidensieb getrieben und in einer Schale absetzen gelassen. Von dem halb trocknen Stärkekuchen wurde der untere Teil abgeschabt, ebenso der obere, dann wurde die Stärke bei 20° an der Luft, schliesslich über Kalk getrocknet.

Die so erhaltene Stärke war blendend weiss, enthielt 0,23 Proz. Asche (auf wasserfreie Substanz bezogen), hinterliess nach dem Lösen in Salzsäure 0,1 Proz. Rückstand, welcher fast völlig in Chloroform löslich war, und gab mit Salzsäure keinen Geruch.

Digitized by Google

Das Waschen mit Ammoniak verändert die Stärkekörner nicht; ohne Ammoniak, durch sorgfältigstes Waschen mit destilliertem Wasser dargestellte Stärke verhielt sich ganz gleich. Das Waschen mit verdünnter Kalilauge, welches z. B. BROWN anwandte (III, S. 172), ist zu vermeiden, da dasselbe die Eigenschaften der Stärkekörner ändert.

Die Weizenstärke. Der Weizen wird bei der gebräuchlichsten Fabrikationsmethode zuerst mit Wasser eingeweicht, 4—10 Tage stehen gelassen, dann zwischen Walzen zerquetscht und in Gärbottiche gebracht, in denen er 14 Tage, bei 20° stehen bleibt. Eine solche Gärung wird unter allen Umständen die Stärkekörner etwas verändern, da sich reichlich Bakterien einstellen, welche die Stärkekörner angreifen. Aus der gegorenen Masse wird in einer Waschtrommel oder mittelst einer Trottmühle die Stärke durch Wasser ausgewaschen. Die entstehende Stärkemilch enthält reichlich Proteinstoffe und Zellreste neben der Stärke in einer durch Milchsäure, Essigsäure u. s. w. sauren Flüssigkeit; sie wird in einem Bottich absetzen gelassen; der obere schlammige Teil des Absatzes wird verworfen, der untere stärkereiche durch ein Sieb gewaschen, auf welchem die Zellreste teilweise zurückbleiben. Nach dem Absetzen der Stärkekörner wird der Absatz durch nochmaliges Abschaben des oberen kleberhaltigen Teiles gereinigt. Man hütet sich, die Weizenstärke zu rein auszuwaschen, da die Stärke sonst nach dem Trocknen zu Pulver zerfällt, während im Handel feste Stücke beliebt sind. Man trocknet die Weizenstärke wie die Kartoffelstärke, doch erhöht man die Temperatur nur bis auf 60°.

Nach einer weniger verbreiteten Methode wird der Weizen im gemahlenen Zustande verarbeitet. Das Mehl wird zu Brei angestossen und aus diesem die Stärke mit Wasser ausgewaschen. Die rohe Stärkemilch wird dann wie bei der ersten Methode gereinigt.

In manchen Fällen reinigt man die Stärke weiter durch Waschen mit verdünntem Aetzkali, Ammoniak, Glaubersalzlösung und bleicht sie wohl auch mittelst Chlorkalk und verdünnter Schwefelsäure.

Nach SOXHLET (I, 1881) reagiert Weizenstärke des Handels meist sauer. In 100 g verschiedener Stärkesorten fand er so viel Säure, dass die darin enthaltene Säure 13—19 ccm $^1/_{10}$ Normalnatron sättigte (entsprechend ungefähr 0,1 g Schwefelsäure oder 0,2 g Milchsäure).

Für einige Versuche verwandte ich Handelsstärke, doch war dieselbe dann vorher so lange durch Sieben und Schlemmen mit verdünntem Ammoniak gereinigt worden, als sie sich noch in ihrer Reinheit änderte. Ich bezeichne diese Stärke in diesem Buche als „gewaschene Handelsstärke". Zur Darstellung der reinen Weizenstärke benutzte ich feinstes Weizenmehl, welches ich zuerst in einem Tuche unter dem Wasserstrahle ausknetete, um den Kleber zu entfernen. Die Stärkemilch wurde dann mit Ammoniakwasser geschlemmt, bis nur reine, grössere Stärkekörner zurückblieben, schliesslich mit destilliertem Wasser gewaschen. Auch Weizenstärke lässt sich nur rein erhalten, wenn man einige Kilo Mehl verarbeitet und mit dem Verwerfen der noch unreinen Partien nicht zu sparsam vorgeht.

Die Reisstärke. Die Reisstärke lässt sich aus dem Reise, ohne Präparation des letzteren sehr schlecht abscheiden. Man weicht deshalb die Reis-

Digitized by Google

früchte in der Technik zuerst mit 0,25-proz. Natronlauge ein, wäscht sie dann mit Wasser ab und mahlt sie fein. Das Mehl weicht man wiederum mit Lauge ein, rührt 24 Stunden um und lässt dann 3 Tage lang absetzen. Die Verunreinigungen sind meist spezifisch schwerer; man zieht deshalb die oberste Schicht ab und giesst sie durch feine Siebe. Man reinigt sie noch einmal in der zuletzt angegebenen Weise und trocknet sie schliesslich wie Weizenstärke. In anderen Fabriken wendet man statt der Aetzlauge Sodalösung, teilweise auch 1-proz. Salzsäure an. Nach SOXHLET (I, 1881) reagiert Reisstärke in der Regel stark alkalisch.

Reine Reisstärke lässt sich aus dem Reise im Laboratorium nur äusserst schwer darstellen.

Das Arowroot von Maranta arundinacea L. Das Arowroot wird aus den fingerdicken Rhizomen der Maranta in Westindien gewonnen. Die Rhizome werden mittelst Maschinen zerquetscht und die Stärke aus dem Breie in ähnlicher Weise wie die Kartoffelstärke gewonnen. (Siehe FLÜCKIGERS Pharmakognosie, II. Auflage, Berlin, S. 228, und MACDONALD, Pharm. Journ. Transact., 1877, p. 1042.)

Gute Handelsstärke ist ein sehr reines Produkt. MACDONALD fand in trockenem Arowroot 99,5 Proz. Stärke, 0,05 Proz. Faser, 0,08 Proz. Fett, 0,21 Proz. lösliche Kohlehydrate, 0,16 Proz. Asche. Für meine Untersuchungen wurde das Arowroot mittels destilliertem Wasser sorgfältig gewaschen und durch nasses Sieben und Schlemmen soweit wie möglich gereinigt. Für manche Zwecke wurde das Arowroot auch die ersten Male mit Ammoniak gewaschen, wie die Kartoffelstärke.

Ueber die chemische Zusammensetzung der normalen, sich mit Jod blau färbenden Stärkekörner und der anomalen, sich mit Jod rot färbenden Stärkekörner, soweit sie durch makrochemische Untersuchungen festgestellt worden ist.

Es scheint nach den makrochemischen Untersuchungen, die ich mitteilte, jetzt sicher erwiesen, dass in den vollkommen ausgewaschenen Stärkekörnern 2 chemische Verbindungen vorkommen, Amylose (vielleicht in Form von wasserfreien und wasserhaltigen Krystallen, als α-Amylose und β-Amylose) und Amylodextrin. Ob in den in den Chromatophoren der lebenden Zelle liegenden Stärkekörnern auch in Wasser leicht lösliche Stoffe, vorzüglich niedrigere Inversionsprodukte der Amylose, Dextrin, Maltose etc., vorkommen, lässt sich schwer entscheiden, da die Stärkekörner sehr porös sind und nach dem Tode oder während des Austrocknens der Zellen (im Samen) auch andere Stoffe des Zellinhaltes aufnehmen können; es ist aber nach den vorliegenden Untersuchungsresultaten nicht unwahrscheinlich, dass auch Dextrin in manchen Stärkekörnern vorkommt. Die allermeisten Stärkekörner bestehen allein oder ganz vorwiegend aus Amylose; es sind das diejenigen, welche sich mit Jodjodkaliumlösung rein blau färben, also die gewöhnlichen Stärkekörner, welche überall in diesem Werke gemeint sind, wenn nicht ein besonderer Zusatz zu dem Namen Stärkekorn gemacht ist. Diese Stärkekörner sind, wie wir sehen werden, geschichtete Sphärokrystalle von Amylose, deren Schichten möglicherweise einmal ganz aus α- oder β-Amylose-Krystallfasern bestehen können, meist

Digitized by Google

aber wohl aus Krystallfasern beider Arten zusammengesetzt sind, vielleicht auch Mischkrystalle enthalten.

Wie wir sahen, scheint der Gehalt der verschiedenen Stärkesorten an α-Amylose verschieden zu sein, da wir z. B. von Arowroot 2,5 Proz. α-Amylose, von Weizenstärke 1,5 Proz., von Kartoffelstärke nur 0,6 Proz. mittelst heisser, verdünnter Säure erhielten. Freilich spricht bei dieser Ausbeute der Bau der Sphärite wahrscheinlich sehr mit, da zarte, locker gestellte Kryställchen schneller von der Säure angegriffen werden müssen als dichte Schichten relativ grober Krystalle, und alle Trennungsmethoden nur auf der relativen Schwerlöslichkeit einer Anzahl der Krystalle beruhen. Auch kommt dabei sehr in Betracht, dass man auf Filtern nur schwierig diejenigen Amylosekryställchen aufsammeln kann, welche völlig von einander getrennt sind. Zur genauen quantitativen Bestimmung müssten poröse Thonfilter benutzt werden, welche auch die feinsten Kryställchen bald zurückhalten. Dass die Verteilung der α- und β-Amylose in den Stärkekörnern eine sehr verschiedenartige ist, kann man an den α-Amylose-Resten, welche bei Behandlung mit heisser Säure zurückbleiben (Fig. V, W, H, Y, Taf. 7), erkennen. Vorzüglich klar tritt die ungleiche Verteilung aber hervor bei den mikrochemischen Untersuchungen, die später beschrieben werden.

Anders verhält es sich bei den relativ selten vorkommenden, anomalen Stärkekörnern, welche sich mit Jod deutlich rot färben.

Wie ich schon 1886 (Meyer III) mitteilte, hat zuerst Nägeli solche Stärkekörner im Samenmantel von Chelidonium majus gefunden und dieselben 1858 (III, S. 192 und 193) beschrieben. A. Gris hat 1860 eine eingehende Mitteilung über rote Stärkekörner einer Reisart gemacht (1860, II, und 1860, I, S. 125). Treub erwähnt gleiche Gebilde für Embryonen von Serapias Lingua, Phalaenopsis, Stanhopea oculata (Note sur l'embryogénie de quelques Orchidées, Amsterdam 1879, p. 22; publié par l'Académie Royale Néerlandaise des Sciences). Ich selbst fand mit Jod rot werdende Stärkekörner in den Laubblättern von Iris germanica (VII, Taf. I, Fig. 17), ferner 1883 bei Gentiana lutea (Arthur Meyer, Beiträge zur Kenntnis pharmazeutisch wichtiger Gewächse, V, Archiv der Pharmacie, Bd. 21, Heft 7—8). E. Russow (Ueber die Auskleidung der Intercellularen; Sitzungsbericht der Dorpater Naturforschergesellschaft vom 23. Aug. 1884, VII. Jahrgang, 1. Heft) hat als Pflanzen dieser Art Malaxis monophyllos, Goodyera repens, Monotropa Hypopitys, Epipogium Gmelini, Swertia perennis namhaft gemacht. Zuletzt beschrieb ich (III) von Haemaria discolor Lindl, sowie von Panicum miliaceum v. canditum glutinosum und Sorghum vulgare glutinosum Stärkekörner, welche sich mit Jod rot färben. (Ueber die hierher gehörigen Getreidearten sehe man übrigens in Körnike und Werner, Handbuch des Getreidebaues, Bd. 1, p. 234, und Bd. 2, p. 947 nach.)

Die makrochemische Untersuchung dieser Rotstärkekörner ist bisher nur für die roten Reisstärkekörner höchst unvollständig durchgeführt worden. Die Angaben darüber finden sich bei Dafert (I, 1885; II, 1886; III, 1887), bei Shimoyama (I, 1886) und in einer meiner Abhandlungen (III, S. 350).

Wie ich mich überzeugt habe, lässt sich diese Reisstärke sehr schwierig von Zellresten frei darstellen. Es gelang mir nach längerem Stehenlassen des fein pulverisierten Reises mit Wasser, also nach Einleitung einer schwachen Fäulnis,

Digitized by Google

durch Abschlemmen durch Siebe, Absetzenlassen grosser Mengen der Rohstärke, fortgesetztes Waschen mit ammoniakalischem Wasser, schliesslich wiederholtes Sieben des fast reinen Produktes, aus 4 kg ausgelesenem Klebreis 100 g reiner Reisstärke, neben einem grösseren Posten unreiner Stärke zu gewinnen. Selbstverständlich waren aus dieser Stärke alle in kaltem Wasser leicht löslichen Stoffe ausgewaschen. SHIMOYAMA stellte die Stärke durch Auskneten von 123 g Reis mit 1500 g Wasser in einem seidenen Tuche her und gewann mehr als 30 g Stärke, welche sicher noch sehr verunreinigt war, aber auch die leicht löslichen Bestandteile der Stärkekörner noch teilweise enthalten konnte. DAFERT hat seine zu allen seinen makrochemischen Versuchen benutzte Reisstärke aus 25 g Reis dargestellt. Dieselbe muss, obgleich er die Stärke 9 Tage mit Kalilauge (von 0,3 Proz.), Alkohol, Aether, Salzsäure (0,03 Proz.) gewaschen hatte, doch sehr unrein gewesen sein, da er sie nicht schlemmen konnte. Sie enthielt auch gewöhnliche (blaue) Stärkekörner. SHIMOYAMA zog die unreine Reisstärke, unter meiner Leitung, mit Wasser von 30° 12 Stunden lang aus, erhielt 5 Proz. Extraxt, welcher die spezifische Drehung $(\alpha)_D = 171{,}9$ zeigte und ungefähr $(R)_d = 5{,}5$ ergab; das Extrakt färbte sich mit Jod nur schwach bräunlich und ging beim Kochen mit verdünnten Säuren in Dextrose über.

Es war in diesem unreinen Extrakt also wahrscheinlich Dextrin enthalten. Als dieselbe Stärke 12 Stunden bei 50° extrahiert wurde, gab sie ungefähr 10 Proz. eines Extraktes ab, welches sich gegen Jod wie mit etwas Amylose verunreinigtes Amylodextrin verhielt und die spezifische Drehung $(\alpha)_D = 200$ zeigte. Die Stärkekörner waren trotz dieses Ausziehens noch intakt. Es schien danach, als ob Amylodextrin, welches mit Dextrin und Amylose verunreinigt sei, in diesem Extrakt zugegen sei. In krystallisierter oder reiner Form wurde das Amylodextrin nicht abgeschieden.

Da das Waschwasser, mit welchem die Stärke aus dem Reispulver ausgeknetet worden war, nur 0,1 Proz. feste Substanz enthielt, so ist es unwahrscheinlich, dass die Reisstärke das Dextrin erst nachträglich aufgenommen habe; es ist vielmehr wahrscheinlich, dass es schon in den Stärkekörnern des Endosperms enthalten ist.

Stellt man die Stärkekörner frei von Zellresten dar, so wird vielleicht kein Dextrin mehr darin zu finden sein.

Darauf, dass ausser Dextrin und Amylodextrin auch noch Amylose in den roten Reisstärkekörnern vorkomme, wiesen ferner eine unvollkommene Untersuchung (III, S. 353) von mir, sowie einige Angaben von SHIMOYAMA hin. Ich erhielt durch Ausfrierenlassen des Kleisters der Stärke die bekannten zähen Tropfen und Netze, welche sich zuerst rotviolett, nach Ausziehen mit Wasser bei 50° und wiederholter Lösung und Fällung schliesslich blauviolett mit Jod färbten. Zuletzt habe ich aus der roten Reisstärke etwas α-Amylose (0,07 Proz.) dargestellt, wie ich schon im Kapitel über Amyloseanhydrid mitgeteilt habe. Dadurch ist wenigstens die Gegenwart von allerdings äusserst wenig α-Amylose sicher bewiesen, während wir für die Gegenwart der β-Amylose nur die Quellbarkeit und die Jodfärbung der Stärkekörner und des gereinigten Kleisters als Beweis anführen können. Das Vorkommen von Amylodextrin und Dextrin ist, wie schon bemerkt, wahrscheinlich gemacht.

DAFERTS Untersuchungen sind mit einer viel zu kleinen Menge (10 g?)

Digitized by Google

unreinerer, aber gewaschener Stärke noch unvollkommener durchgeführt als die SHIMOYAMAS.

Dass manche Stärkesorten gleichsam Uebergänge zwischen der Rot- und Blaustärke bilden werden, ist vorauszusehen. Zerreibt man neutrale Stärkekörner mit Sand, zieht sie dann mit Wasser von 40° aus, so erhält man häufig Auszüge, welche sich im konzentrierten Zustande mit Jod rötlich oder rotviolett färben. Kartoffelstärke, Reisstärke, Weizenstärke geben so oftmals anscheinend Spuren von Amylodextrin. Die Frage nach dem ursprünglichen Gehalte der sich mit Jod blau färbenden Stärkekörner an Amylodextrin, welche unter anderem auch SHIMOYAMA (S. 38) und DAFERT (1886, S. 264) behandelt haben, ist noch nicht in genügend kritischer Weise untersucht worden; es müssen für diese Versuche selbst dargestellte Stärkekörner verwendet werden, da die Fabrikstärken häufig durch die Darstellungsmethoden verändert sind.

Mikrochemie der normalen und anomalen Stärkekörner.

Die mikrochemische Untersuchung der intakten Stärkekörner kann vorzüglich über die Verteilung der von uns makrochemisch untersuchten Stoffe, welche die Stärkekörner zusammensetzen, im Stärkekorn Aufschluss geben; sie gestattet aber auch ferner die orientierende chemische Untersuchung von Stärkekörnern, welche in grösseren Massen nicht leicht darstellbar sind. Es lohnt sich deshalb, eine Methode der mikrochemischen Untersuchung aus den Resultaten der makrochemischen Untersuchung abzuleiten und für die Untersuchung der Stärkekörner zu verwenden. Die eingehende Darstellung der mikrochemischen Untersuchungsresultate ist deshalb zweckmässig, weil sie für das Verständnis der Erscheinungen nötig ist, welche mit Fermenten behandelte Stärkekörner bei mikrochemischer Untersuchung zeigen.

Mikrochemisch verwendbare Reaktionen der die Stärkekörner aufbauenden Körper.

Die mikrochemische Untersuchung der Stärkekörner auf die makrochemisch bekannten Körper α-Amylose, β-Amylose und Amylodextrin können wir auf Grund unserer Kenntnisse der Eigenschaften dieser Körper jetzt mit einiger Sicherheit durchführen, und ich will zuerst hier das Wichtigste über die Methode des mikrochemischen Nachweises dieser Stoffe kurz mitteilen.

Als Reagentien verwendet man am besten folgende Lösungen:

1) Jodjodkaliumlösung: 0,5 Jodkalium und 1 g Jod werden in wenig Wasser gelöst, dann auf 100 ccm mit Wasser verdünnt und über dem ausgeschiedenen Jod stehen gelassen. Nur eine mit Jod völlig gesättigte Lösung ist als Stärkereagens zweckmässig.

2) Kalilauge: 2 g reinstes Aetzkali in 100 ccm Wasser.

3) Calciumnitratlösung: 10 g reines Calciumnitrat und genau 14 g Wasser.

4) Salzsäure: Salzsäure, welche genau 25 Proz. HCl enthält.

5) Essigsäure: 3-proz. Essigsäure.

6) Speichel: Frischer menschlicher Speichel wird mit einem Tropfen Chloroform versetzt, geschüttelt, filtriert und über einigen Tropfen Chloroform aufbewahrt.

Digitized by Google

7) Malzauszug: 1 T. Malz, mit 3 T. Wasser ausgezogen und filtriert, etwas Chloroform zum Abhalten der Bakterien hinzugefügt.

Mikrochemisches Verhalten der krystallisierten α-Amylose. Es wurde das Verhalten der mittels heisser Salzsäure aus Maisstärke erhaltenen, mit ammoniakalischem Wasser ausgezogenen Skelette den Angaben zu Grunde gelegt. Es ist bei den Angaben über die Lösung dieser Substanz stets zu berücksichtigen, dass nicht in allen Fällen ein Unsichtbarwerden der Substanz einer Lösung derselben entspricht, da die Trichite oft so dünn und kurz sind, dass sie bei vollkommener Trennung voneinander auch für mikroskopische Betrachtung mit stärksten Systemen unsichtbar werden.

Wasser von 60—100° verändert die Substanz bei kurzer Einwirkung nicht.

Die Calciumnitratlösung verändert die Substanz bei 30 Minuten langer Einwirkung nicht. Die Substanz färbt sich nur bei Zusatz von Jodjodkalium nach der Behandlung schwach bläulich, wahrscheinlich infolge einer ganz oberflächlichen Umwandlung der Kryställchen in zähflüssiger Lösung.

Jodjodkalium färbt die Substanz anfänglich kaum, bei längerem Liegen bräunlich.

Die Salzsäure löst die Substanz sofort zur vollkommen wasserklaren Lösung. Verdünnt man 1 Teil dieser Lösung sofort mit 4 Teilen Wasser und setzt Jodjodkalium zu, so färbt sich die Lösung intensiv blau. Lässt man die Lösung 12 Stunden stehen, so färbt sie sich unter gleichen Umständen bräunlich oder nicht mehr.

Die Kalilauge verändert in 15 Minuten die Kryställchen bei gewöhnlicher Temperatur nur insofern, als die Kryställchen sich dann nach Neutralisation der Kalilauge und Essigsäure schwach blau färben, indem sie äusserlich etwas gelöst werden, so dass ein schwacher Ueberzug von Amyloselösung entsteht. Kochende Kalilauge verwandelt die Substanz in zähe Tröpfchen, welche sich jedoch völlig im Wasser verteilen können. Neutralisiert man die alkalische Lösung mit Essigsäure, verdünnt mit der 4-fachen Menge von Wasser und setzt dann Jodjodkalium zu, so färbt sich die Lösung intensiv blau.

Malzauszug. Setzt man zu 10 Tropfen der mit kochender Kalilauge hergestellten und genau mit Essigsäure neutralisierten Lösung einen Tropfen Malzauszug, so erhält man nach 5 Minuten langem Stehen der Flüssigkeit, bei Zusatz von Jodjodkalium Rotfärbung, infolge der Entstehung von Amylodextrin.

Speichel wirkt auf die Skelette äusserst langsam ein. Nach 15 Tagen hatte Speichel bei 40° noch keine auffallende Veränderung an den Skeletten hervorgebracht, ebensowenig Malzauszug. Es mag das daher rühren, dass diese Skelette aus reiner α-Amylose bestehen und relativ grobkrystallinisch sind.

Mikrochemisches Verhalten der krystallisierten β-Amylose. Das Verhalten der krystallisierten β-Amylose ist nur aus dem Verhalten der intakten Stärkekörner bekannt, welche in erster Linie dieser Substanz ihre Quellbarkeit verdanken. Die β-Amylose ist in kaltem Wasser unlöslich, verwandelt sich aber schon in sehr wenig Wasser von 70° in eine zähflüssige Lösung von Wasser in Amylose, welche mit Wasser nicht

Digitized by Google

mischbare, leicht sichtbare, zusammenklebende, grössere zähe Massen bilden oder sich auch im Wasser zu mikroskopisch unsichtbaren Tröpfchen zerteilen kann. Wie Wasser wirkt Calciumnitratlösung, ähnlich auch Kalilauge, sowie Salzsäure: in letzterer verteilten sich die im isolierten Zustande mikroskopisch unsichtbaren Tröpfchen meist völlig. Die entstandene Lösung verhält sich genau wie die Lösung der α-Amylose. Jodjodkalium färbt die ungelöste Substanz blau.

Mikrochemisches Verhalten der reinen Amylodextrinkrystalle, welche aus heisser alkoholischer Lösung erhalten worden waren.

Wasser von 70° löst die Krystalle langsam, Wasser von 100° sofort zur dünnflüssigen, normalen Lösung.

Calciumnitratlösung löst die Kryställchen unter dem Deckglase sehr langsam, in 20 Minuten nicht merklich. Prüft man die Lösung nach einigen Stunden mit Jodjodkalium, so färbt sie sich braun, zum Zeichen, dass Amylodextrin in Lösung gegangen ist.

Kalilauge löst feine Kryställchen innerhalb 2 Stunden auf, gröbere brauchen noch längere Zeit zur Lösung.

Jodjodkalium färbt die Krystalle schwach bräunlich.

Die Salzsäure löst die Kryställchen, auch die grösseren, sofort. Die Lösung färbt sich, wenn man 1 Teil derselben mit 4 Teilen Wasser verdünnt, mit Jodjodkalium braunrot.

Malzauszug. Wenn 1 Tropfen Malzauszug zu 5 Tropfen einer neutralen Lösung des Amylodextrins zugesetzt wird, so wird das Amylodextrin schon innerhalb 10 Minuten invertiert, so dass die Lösung dann mit Jodjodkalium sich nicht mehr färbt.

Speichel lösst die Kryställchen bei 40° innerhalb 48 Stunden; der Malzauszug braucht längere Zeit dazu.

Die wichtigsten dieser mikrochemischen Reaktionen sind die, welche uns das Jod liefert. Sie sind, wenn sie so ausgeführt werden, wie ich angegeben habe, zuverlässig. Es ist dazu noch zu bemerken, dass unter den angegebenen Verhältnissen die gelöste Amylose die grösste Verwandtschaft zum Jod hat. Mischt man Amyloselösung, krystallisierte β-Amylose (in Form von Stärkekörnern) und Amylodextrinlösung und setzt erst Spuren, dann mehr und mehr Jod zu, so färbt sich zuerst die Amyloselösung, dann das Stärkekorn, schliesslich auch das gelöste Amylodextrin. Reine Amyloselösung färbt sich mit einem kleinen Ueberschuss von Jodjodkalium grünlichblau, reine Amylodextrinlösung (schon in einer Verdünnung von 1 : 6000) braunroth, Gemische beider Lösungen, je nach der relativen Menge der Amyloselösung, blau, blauviolett, violett, rotviolett, rein rot, braunrot.

Mikrochemisches Verhalten der an α-Amylose reichen Arowrootstärkekörner.

Die grossen Stärkekörner verquellen langsam in Calciumnitrat zu einer Blase, welche Schichtung, radiale Streifung und das Kreuz im Polarisationsapparate noch lange deutlich zeigt, schliesslich aber eine homogene, nicht mehr doppelbrechende Wand erhält. Es ist das kein sicheres Zeichen dafür, dass die ganze Masse des Stärkekorns aus β-Amylose besteht; es kann viel-

Digitized by Google

mehr dieselbe Erscheinung eintreten, wenn die äusserst kleinen, zwischen den β-Amylosekryställchen verteilten α-Amylosefäserchen ihre regelmässige Lage bei der Quellung verlieren und in der zähen Amyloselösung eingeschlossen bleiben. In kleineren, weniger excentrisch geschichteten Körnern, in denen die α-Amylosekrystalle dichtere Massen bilden, lässt sich die α-Amylose auf folgende Weise nachweisen.

Lässt man das Arowroot bei 76° langsam in einem Reagenzglas oder auf dem Objektträger mit Wasser verquellen, bringt hierauf zu dem erkalteten Kleister sofort ganz wenig Speichel, so sieht man die Blasen der ganz verquollenen Stärkekörner unter den Augen verschwinden und erkennt dann, dass noch zahlreiche kleine, dichte Stärkekörner halb oder ganz ungelöst geblieben sind. Es sind das sicher die an α-Amylose reichsten, in denen der Körper zugleich wohl am gröbsten und dichtesten krystallisiert ist. Sie verquellen infolge des festen Zusammenhangs des unlöslichen Fasergerüstes am schwersten.

Setzt man zu den Stärkekörnern, welche halb verquollen waren, nach einigen Minuten der Speicheleinwirkung etwas Jodjodkalium, so färbt sich ihre Substanz meist nur ganz schwach rötlich. Die halbverquollenen Schichten erscheinen bei starker Vergrösserung stets faserig oder körnig, wie es in Fig. B, Taf. 8 dargestellt ist. In manchen Fällen erkennt man, wenn man von oben auf die Schichten darauf sieht, deutlich neben farblosen Fasern solche, welche blau gefärbt sind. Es liegen also anscheinend in manchen Fällen noch intakte β-Amylosefasern neben α-Amylosefasern im Korne, in anderen Fällen ist der erstere Körper völlig herausgelöst. Dementsprechend färben sich manche Kornreste auch bei längerem Liegen in Jodjodkalium bläulich oder blau, andere nicht. Nach dem Lösen der Reste in Kalilauge und nach dem Neutralisieren der Lösung erzeugt Jodjodkalium eine reine blaue Färbung in der Lösung. Diese Erscheinungen stehen also im vollen Einklang mit der Annahme, dass die α-Amylose von vorne herein in den Stärkekörnern vorhanden ist, dass sie nicht erst durch Einwirkung der Reagentien entsteht.

Kocht man die Stärkekörner einige Zeit, so geht alles nach Speichelzusatz in Lösung; es bleibt nur eine eigentümliche Trübung, welche von den mikroskopisch nicht mehr sichtbaren, völlig verteilten α-Amylosekryställchen herrührt.

Die normalen Stärkekörner des Endosperms von Sorghum vulgare.

Erwärmt man die Stärkekörner des Endosperms in Wasser, langsam unter dem Deckglase auf 68—70°, so sieht man in ihnen zahlreiche, vom Centrum ausgehende Risse entstehen und das Korn sich in ein Gebilde verwandeln, wie es in Fig. C, Taf. 8 dargestellt ist. In Calciumnitratlösung und bei schneller Erhitzung auf 68° verquellen die Körner unter den in Fig. D *a—d* dargestellten Erscheinungen; sie bleiben dabei häufig auch dann noch doppeltbrechend, wenn ihr Durchmesser bei der Quellung schon um das Vierfache gewachsen ist. Behandelt man die mässig gequollenen, die radiale Struktur noch deutlich zeigenden Stärkekörner direkt mit Jodjodkalium, so färben sie sich blau. Diese Blaufärbung und die Quellung lassen die β-Amylose erkennen. Die Flüssigkeit, in welcher die Stärkekörner verquollen sind, färbt sich auf Zusatz von Jodjod-

Digitized by Google

kalium nicht, ein Zeichen, dass kein Amylodextrin vorhanden war. Setzt man zu den schwach verquollenen Stärkekörnern etwas Speichel, so wird die gelöste, zähflüssige Amylose invertiert, und es bleibt von den Stärkekörnern ein radialfaseriges, geschichtetes, sehr zartes Gerüst von α-Amylose zurück, welches sich mit Jodjodkalium nur schwach gelb färbt. Die verschiedene Dichte und das Aussehen der Schichten des Gerüstes zeigt, dass die α-Amylose in den verschiedenen Schichten in verschiedener Menge und Form vorhanden ist.

Die Stärkekörner aus dem Endosperm von Sorghum vulgare glutinosum und aus dem Endosperm des Klebreises.

(Siehe hierzu auch MEYER III, 1886.)

Von allen bekannten roten Stärkekörnern sind die aus dem Endosperm von Sorghum vulgare glutinosum die grössten (0,02 mm); ich benutze diese deshalb als hauptsächliches Beispiel für die mikrochemischen Eigenschaften der roten Stärkekörner.

Bringt man zu dem in Wasser liegenden, direkt aus dem Endosperm genommenen Stärkekorn eine Spur Jodjodkaliumlösung, so färbt sich dasselbe zuerst schwach rotviolett, da es neben Amylodextrin β-Amylose enthält; setzt man mehr Jodjodkalium zu, so überwiegt die Amylodextrinfärbung, und es tritt schliesslich Braunfärbung ein. Manche Körner färben sich nicht gleichmässig, sondern in einigen Schichten stärker blau als in den anderen, wie es in Fig. E, Taf. 8 dargestellt ist. Es geht daraus hervor, dass auch die β-Amylose verschieden reichlich in den Schichten dieser Stärkekörner vertreten ist.

Wasser von 70° verquillt die Stärkekörner. Erwärmt man ein Stärkekorn sehr langsam bis auf 70°, so sieht man, dass es, wenn es auf dem Grade der Quellung angelangt ist, welchen ich in Fig. C, Taf. 8 für ein normales (blaues) Sorghum-Stärkekorn dargestellt habe, deutlicher radialfaserig erscheint und viel substanzärmer wird als das blaue Stärkekorn (Fig. F, Taf. 8). Bei der Quellung in Calciumnitratlösung bleibt die radialfaserige Struktur besser und länger erhalten (Fig. G, Taf. 8) als in Wasser, und der Substanzverlust des Kornes findet langsamer statt.

Dass die Substanz, welche bei der Quellung der Stärkekörner scheinbar verschwindet, Amylodextrin ist, lässt sich mikrochemisch nachweisen. Erhält man die Stärkekörner unter dem Deckglase einige Zeit mit Wasser auf 70°, setzt dann Jodjodkalium hinzu, so färbt sich die wässrige Lösung intensiv rot.

Die mit Wasser ausgezogenen, verquollenen Rückstände färben sich mit wenig Jodjodkalium zuerst sehr schwach blau, bei grösserer Zufuhr von Jodjodkalium blauviolett bis rotviolett. Wie schon aus der Jodfärbung der intakten Stärkekörner und aus der Quellungsfähigkeit hervorging, enthalten also diese Stärkekörner β-Amylosekrystalle. Zu diesem Schluss stimmt auch die Reaktion der Quellungsreste; denn es muss sich bei der Quellung ein Gemisch von zäher Amyloselösung mit Amylodextrinlösung bilden.

Der mikrochemische Nachweis von α-Amylosekrystallen mittels Speichels gelang mir nicht, was bei der geringen Ausbeute an diesem Körper, welche die

Digitized by Google

makrochemische Untersuchung der roten Reisstärke ergab, nicht auffallend ist. Vielleicht fehlt diesen Körnern die α-Amylose völlig.

Salzsäure verquillt und löst die Stärkekörner sofort; bei Anwendung von verdünnterer Salzsäure tritt die radialfaserige Struktur der Stärkekörner bald kräftig hervor.

Ueber die Veränderung, welche ganze Stärkekörner durch Behandlung mit Salzsäure und Schwefelsäure, bei Temperaturen unter 20° erleiden.

In der Pflanze sind die Stärkekörner nur der verändernden Einwirkung der Diastase ausgesetzt; es könnte deshalb scheinen, als sei die Besprechung der chemischen Einwirkung der Diastase auf die intakten Stärkekörner an diesem Orte genügend, die Besprechung der Veränderungen, welche Säuren und Speichel an den unverquollenen Stärkekörnern hervorrufen, unnötig. Abgesehen davon, dass die Amylodextrinpseudomorphosen der Stärkekörner und die Speichelskelette durch NÄGELIS Untersuchungen zu klassischen Objekten geworden sind, deren Besprechung an diesem Orte nicht fehlen darf, kann uns gerade das Verhalten der Säure verschiedener Konzentration gegen die Stärkekörner vortrefflich zeigen, wie verschiedenartig die chemische Veränderung der ganzen Stärkekörner unter dem Einflusse eines und desselben Reagens verläuft, wenn dasselbe mit verschiedenen Wassermengen verdünnt ist. Es wird uns diese Thatsache das Verständnis der Erscheinungen erleichtern, die wir bei Einwirkung der Diastase auf Stärkekörner beobachten, was um so nötiger ist, als wir noch nicht imstande sind, genügend kräftig wirkende Diastaselösungen herzustellen, vielmehr nur sehr verdünnte Lösungen des Fermentes zu den Versuchen anwenden können.

Salzsäure und Schwefelsäure wirken, wenn sie eine genügende Konzentration besitzen, schon bei gewöhnlicher Temperatur kräftig lösend auf α- und β-Amylose. Doch geht zugleich Hand in Hand mit der Lösung Umwandlung eines Teils der Stärkesubstanzen in Amylodextrin, Dextrin und Zucker, in Schwefelsäureverbindungen und neue sekundäre Dextrine (HÖNIG und SCHUBERT I, MEYER XI).

Wie schon NÄGELI (III, S. 138—166) es beschrieben hat, löst reine Schwefelsäure (spez. Gew. 1,8), schneller ein Gemisch von 1 Vol. Schwefelsäure + 1 Vol. Wasser die Stärkekörner von aussen auf, ohne in sie einzudringen, ohne Quellung zu veranlassen, indem sie zuerst, wie wasserfreies Glycerin, dem Stärkekorn das etwa noch in ihm aufgespeicherte Wasser mehr oder weniger vollkommen entzieht. Die Schwefelsäure würde wohl, ähnlich wie Glycerin, langsam in das Stärkekorn eindringen, wenn sie nicht schneller, als sie eindringen kann, die Lösung der peripheren Kryställchen durchführte. Bei dieser Lösung, deren Verlauf ich für einen bestimmten Fall später schildern werde, findet so schnelle Inversion der Amylose statt, dass man eine zähe Amyloselösung, die vielleicht vor der Inversion entsteht, nicht zu sehen bekommt. Setzt man etwas Weingeist zur Schwefelsäure (NÄGELI III, S. 145), so kann, infolge des schnelleren Eindringens oder der langsameren Invertierung, ein Hof von zäher Amylosewasserlösung um das Korn entstehen, welcher dann erst invertiert und so fortgeführt wird, sich aber immer wieder neu bildet.

Digitized by Google

Benutzt man verdünntere Schwefelsäure (1 Vol. Schwefelsäure + $2^1/_2$ Vol. Wasser), so dringt diese zuerst ein, verwandelt die Amylose in Lösung, bewirkt also erst eine vollkommene Verquellung des Kornes, welcher die Inversion allerdings auf dem Fusse folgt. Gleich verhält sich konzentriertere Salzsäure.

Mischt man 10 g Kartoffelstärke mit 20 ccm Salzsäure von 1,096 spez. Gew. (bei $22^1/_2{}^\circ$ C), so verwandelt sich die Stärke sofort in einen Kleister, indem die Amylose nicht sofort invertiert, sondern erst zur Amylosewasserlösung wird. Der Kleister ist völlig transparent und verflüssigt sich schon innerhalb 5 Minuten, indem er gummiartige Konsistenz annimmt. Schliesslich wird die Flüssigkeit nach einiger Zeit ganz dünnflüssig. Dieselbe Erscheinung tritt auch noch ein, wenn man die obige, etwa 20-proz. Salzsäure mit der Hälfte ihres Volumens Wasser verdünnt, nur gehen die beschriebenen Erscheinungen langsamer vor sich. Werden auf 2 Volumen der obigen Salzsäure $1^1/_2$ Volumen Wasser zugesetzt, so vermag dieselbe die Stärke nicht mehr zu verquellen.

Wenn man die Stärkekörner mit Calciumnitratlösung stehen lässt, so wird der Kleister auch nach mehreren Tagen dünnflüssiger, wohl infolge der gleichmässigen Trennung der Tröpfchen der amylosigen Wasserlösung, aber es tritt auch nach Wochen keine chemische Veränderung der Amylose ein. Bei der Salzsäurelösung ist es anders, wie man schon an der sich ändernden Jodreaktion der Flüssigkeit erkennen kann. Verfolgt man den Lösungsprozess und den Inversionsprozess mit der Jodreaktion, so findet man, dass zwar anfangs die Lösung rein blau mit Jod reagiert, da die Amylosetropfen weitaus überwiegen, dass aber sehr bald Violettfärbung, schliesslich Rotfärbung der Lösung eintritt, ein Zeichen, dass die Amylose chemisch verändert wird.

Die schnelle Verflüssigung des Kleisters ist leicht erklärlich. Die Salzsäure dringt in das poröse Stärkekorn ein, verwandelt plötzlich alle Krystallfasern der Amylose in äusserst kleine Tröpfchen zähflüssiger Amyloselösung, welche sie sogleich aussen angreift, und so zwischen sie eine leichtflüssige Lösung von Amylodextrin und Dextrin einschiebt, die eine Trennung der Tröpfchen durch den Ueberschuss der Salzsäure erleichtert. Zugleich bewirkt auch die Verminderung der Stärkesubstanz ein Flüssigerwerden der Lösung. Die Fällung, welche Alkohol in dieser Lösung hervorbringt, besteht aus einem Gemenge von feinen Tröpfchen der Amylosewasserlösung, von Dextrin- und Amylodextrin, und sie lässt sich deshalb auch leicht wieder in Wasser verteilen.

Wendet man verdünntere Säuren an, so verquellen die Stärkekörner, wie gesagt, nicht mehr; dennoch werden sie von diesen Säuren angegriffen und verändern ihre Eigenschaften um so mehr, je länger man sie in der Säure liegen lässt. Lintner (I, S. 381) zeigte, dass Kartoffelstärkekörner in Salzsäure von 7,5 Proz. nach siebentägigem Stehen bei gewöhnlicher Temperatur oder dreitägigem Stehen bei 40° ihre Fähigkeit, Kleister zu bilden, verlieren; 2-proz. Lösungen dieser Stärkekörner bleiben einige Tage klar oder schwach opalisierend, trüben sich aber dann; 10-proz. Lösungen gestehen beim Erkalten zu einer salbenartigen Masse. 15-proz. Schwefelsäure wirkt bei 40° ähnlich wie 7,5-proz. Salzsäure.

Brown und Morris (1889, I, S. 450) prüften diese Angaben nach und

Digitized by Google

fanden, dass Stärkekörner mit 7,5-proz. Salzsäure in 10 Tagen ihr Verkleisterungsvermögen verlieren, während sie in 12-proz. Salzsäure schon in 24 Stunden zu denselben Eigenschaften kommen. Die konzentrierte Lösung dieser veränderten Stärkekörner scheidet amorphe Massen ab, welche sich mit Jod blau färben, und es lässt sich auch mittels Alkohols eine weisse pastige Masse aus der Lösung ausfällen. Die spezifische Drehung des Ausgefallenen ist $(\alpha)_{D\ 3,86} = 193,86$; $(R)_d = 0$. Die Autoren nennen diese Substanz, welche sicher ein Gemisch ist, soluble starch.

Ich habe Kartoffelstärke a) mit Salzsäure von 7,5 Proz. 7 Tage und b) mit Salzsäure von 12 Proz. 24 Stunden stehen gelassen und will vorzüglich über deren mikrochemisches Verhalten kurz berichten.

Schon die spezifische Drehung des durch Alkohol Fällbaren spricht dafür, dass die Stärkekörner nach der Behandlung mit der Säure nicht mehr aus reiner Amylose bestehen. Selbst die Substanz, welche sich bei längerem Stehen von 2-proz. Lösungen der veränderten Stärkekörner in chloroformhaltigem Wasser absetzt, ist keine reine Amylose; es ist Amyloselösung, welche sich in zähen Tropfen ausgeschieden und zusammengeballt hat, die Amylodextrin in kleiner Menge einschliessen. Dass schon eine merkliche Veränderung der Chemie der Stärkekörner stattgefunden hat, zeigt auch die mikrochemische Untersuchung.

Die Stärkekörner a und b sind in ihren Eigenschaften nicht gleich; die Körner b sind weniger chemisch verändert als die Körner a. Es giebt sich dies dadurch zu erkennen, dass die Körner b bei etwas niedrigerer Temperatur quellen als a und noch deutlichere Kleisterblasen geben als diese. Verquillt man beide bei 70—75°, bei welcher Temperatur fast alle Stärkekörner a verquellen, und lässt das Wasser einige Zeit bei dieser Temperatur mit den verquollenen Stärkekörner in Berührung, so findet man, dass sich die wässrige Flüssigkeit (auch nach dem Filtrieren) von a mit einem Ueberschuss von Jodjodkalium deutlich violett färbt, während die von b fast noch rein blau wird. In a ist also mehr Amylodextrin vorhanden als in b. Bei Schilderung der Resultate der mikrochemischen Untersuchung will ich mich auf die Stärkekörner a beschränken.

Dieselben verhalten sich gegen polarisiertes Licht, wie die intakten Körner, erscheinen eher weniger durchscheinend und deshalb weniger deutlich geschichtet als die intakten Stärkekörner und färben sich mit Jodjodkalium nicht leichter als diese. Zerdrückt man sie unter Wasser, so brechen sie scharfkantig durch und erscheinen auf dem Bruche deutlich radialfaserig; sie verhalten sich also in dieser Beziehung schon ganz ähnlich wie die roten Stärkekörner. Nimmt man an, dass eine Reihe der Krystallfasern der Amylose ganz oder teilweise, also an ihrer Oberfläche, in Amylodextrin verwandelt sind, so ist diese Erscheinung leicht verständlich, da das Amylodextrin sich nicht in eine zähe Lösung verwandelt, wenn es unter Wasser gedrückt wird, und sehr brüchig ist. Intakte, reine Kartoffelstärkekörner quellen schon zwischen 58 und 70°, während diese mit Säure behandelten Stärkekörner erst zwischen 70 und 80° verquellen. Augenscheinlich bedingt das Auftreten des Amylodextrins eine Verlangsamung der Quellung.

In Calciumnitratlösung tritt noch eine Verquellung der Stärkekörner ein,

Digitized by Google

aber die entstehende Tröpfchenblase bleibt kleiner und ist substanzärmer als bei den intakten Kartoffelstärkekörnern. Bringt man die lufttrocknen Säurestärkekörner in die Calciumnitratlösung, so sieht man zuerst die stark lichtbrechende Lösung in dem Korne vordringen. Bald treten sehr zahlreiche, senkrecht auf den Schichten stehende, feine Risse auf; das Korn dehnt sich, die Schichten treten klar als faserig gestrichelte Lamellen (Fig. H, Taf. 8) verschiedener Struktur und Dichte hervor, welche sich im Polarisationsmikroskop, trotz der vorgeschrittenen Quellung, als doppeltbrechend erweisen. Schliesslich zerfallen die faserigen Lamellen und werden grösstenteils unsichtbar. Bei Zusatz von Jodjodkalium zu der verdünnten Lösung scheiden sich Körnchen von blauer Jodamylose aus.

Verquellung und Blaufärbung durch Jod lassen erkennen, dass noch β-Amylose in grösserer Menge vorhanden ist. Diese treibt bei der Lösung die Amylodextrinkryställchen und die noch vorhandenen α-Amylosekryställchen auseinander, verklebt dieselben aber noch eine Zeit lang. Nach Lösung der amylosigen Wasserlösung zerfallen die Blasen.

In der Calciumnitratlösung löst sich Amylodextrin nur langsam, α-Amylose nicht; es muss also, wenn man die gelöste Amylose halbverquollener Stärkekörner durch Speichel löst, eventuell ein Gerüste zurückbleiben, welches sich mit Jodjodkalium nur hellbraun färbt. Das findet in der That statt.

Bei der Behandlung mit heissem Wasser gleicht die Verquellung noch mehr der der intakten Stärkekörner. Lässt man in einem Reagenzglase die Stärkekörner zwischen 75° und 80° schnell mit wenig Wasser verquellen, fügt dann zu der abgekühlten Flüssigkeit einige Tropfen Speichel, so löst sich nicht alles, auch dann nicht, wenn man wartet, bis sich die Flüssigkeit mit Jod nur schwach bräunlich oder nicht mehr färbt. Ist letzterer Punkt nach einigen Minuten erreicht, ist alle Amyloselösung invertiert, kocht man dann auf, um den Rückstand zu lösen, setzt man hierauf Jodjodkalium zu, so färbt sich die erkaltete Lösung erst violett, dann, bei grösserem Jodzusatz, intensiv rot oder rotviolett. Es ist dadurch erwiesen, dass die veränderten Stärkekörner ziemlich ansehnliche Mengen von Amylodextrin enthalten.

Das Vorhandensein einer grösseren Menge von Amylodextrin, welches wohl teilweise auch als eine Hüllschicht die Krystallfasern der Amylose selbst umgiebt, bedingt es wahrscheinlich, dass die Säurestärkekörner nach 20 Tagen in Speichel, bei 40° kaum zu $^1/_3$ gelöst werden, während in derselben Zeit gewöhnliche Kartoffelstärkekörner fast ganz durch Speichel gelöst werden. Auch die Erscheinung, dass die nach längerer Speichelbehandlung in den Skeletten bleibende „Nichtskelettmasse“ sich mit Jodjodkalium rot färbt, also wie Amylodextrin, nicht wie β-Amylose verhält, ist auf diese Thatsache zurückzuführen. Kocht man die Speichelskelette der Säurestärkekörner mit Wasser, so bleiben Skelette von α-Amylose zurück.

Die mikrochemische Untersuchung lehrt also, dass die β-Amylosekryställchen der Kartoffelstärkekörner bei relativ kurzer Behandlung mit verdünnten Säuren teilweise in Amylodextrin verwandelt werden, während die α-Amylosekrystalle anscheinend wenig verändert werden.

Die Säuren, welche so weit verdünnt sind, dass sie Amylose nicht mehr zu lösen vermögen, invertieren dieselbe also dennoch, dabei bleibt aber das

Digitized by Google

schwerlöslichste Inversionsprodukt, das Amylodextrin, in den Stärkekörnern teilweise in fester Form liegen.

Bei sehr langer Einwirkung der verdünnten Säuren auf Kartoffelstärkekörner wird, wie wir sehen werden, ein Teil der β-Amylose und der α-Amylose gelöst und invertiert, ein grösserer Teil geht in Amylodextrin über und bleibt zuerst als solches im Stärkekorne. Am schnellsten scheint die β-Amylose, langsamer die α-Amylose der Veränderung zu unterliegen, so dass in einer gewissen Periode die Pseudomorphosen aus Amylodextrin und α-Amylose bestehen, schliesslich nur noch Amylodextrin in ihnen vorhanden ist, welches selbstverständlich zuletzt auch in Dextrose übergehen kann, die sich löst. Was wir über diese Verhältnisse wissen, sei in dem Folgenden mitgeteilt.

Veranlasst durch eine Mitteilung MELSENS' (MELSENS I), benutzte NÄGELI zur Darstellung seiner „Stärkecellulose" verdünnte Säuren, da es ihm nicht gelingen wollte, mittels Speichels grössere Mengen „Stärkecellulose", welche er anfangs für identisch mit der Cellulose der Zellmembran erklärte (NÄGELI IV, S. 389) zu erhalten. Er liess verdünnte Schwefelsäure und Salzsäure auf Kartoffelstärke einwirken und fand, dass nach $^3/_4$ Jahr währender Einwirkung der Salzsäure die Körner sich mit Jod blass gelblich, nach $^5/_4$ Jahr langer Einwirkung mit Jod gar nicht mehr färbten (IV, S. 390). Er untersuchte die Skelette, fand ihre Eigenschaften denen der Cellulose gleich und benutzte dann das verschiedene Verhalten der aus verschiedenen Stärkesorten mittelst Säure dargestellten Celluloseskelette mit zur Erklärung der Verschiedenheit der verschiedenen Stärkekörner (NÄGELI V). Da gerade diese eingehenden Untersuchungen der Säurestärkekörner die Annahme zu einer bei den Botanikern allgemein anerkannten gemacht hatten, dass die Stärkekörner eine „Stärkecellulose" neben „Granulose" enthielten, und diese Frage für meine weiteren Forschungen auf dem Gebiete der Stärke von grossem Einfluss war, hatte ich gleich im Anfange meiner Arbeiten über die Stärkekörner eine mikrochemische Prüfung der Säureskelette, der NÄGELI'schen Säurestärkecellulose, vorgenommen. Da ich meine Arbeit dann für längere Zeit unterbrechen musste, habe ich das Resultat dieser Untersuchung schon früher veröffentlicht (MEYER I). Ich verglich die Sphärokrystalle des Amylodextrins mit den Säureskeletten auf mikrochemischem Wege und kam zu folgendem Schlusse (I, S. 717): „Die hier mitgeteilten mikrochemischen Reaktionen machen es höchst wahrscheinlich, dass die Substanz, aus welcher die Skelette bestehen, identisch ist mit dem Amylodextrin."

Auch machte ich schon damals (S. 716) darauf aufmerksam, dass derselbe Schluss aus WALTER NÄGELIS (I, S. 6 und 96) makrochemischen Arbeiten gezogen werden könne. In neuerer Zeit ist die makrochemische Untersuchung der jetzt in Rede stehenden, stark durch Säuren veränderten Stärkekörner nochmals sorgfältiger von BROWN und MORRIS (I) durchgeführt worden und hat zu dem gleichen Resultate geführt. Freilich währt die Umwandlung aller β-Amylose- und α-Amylosekryställchen in Amylodextrinkryställchen sehr lange, so dass selbst die äusserst lange mit Säure behandelten Stärkekörner BROWNS zwar fast, aber nicht absolut in Amylodextrin übergegangen waren.

Nach BROWN und MORRIS (1889, S. 451) sieht man, wenn man 11-proz. Salzsäure in der Kälte auf Stärkekörner längere Zeit einwirken lässt, bis zum

Digitized by Google

20. Tag keine mikroskopischen Veränderungen. Später werden radiale Risse gebildet, nach 2 Monaten auch Spalten, welche mit den Schichten gleich laufen; nach 3—4 Monaten sind die Stärkekörner in Stücke zerfallen. Gleichzeitig tritt ein Farbenwechsel von Blau, Violett nach Gelblichrot bei Jodbehandlung ein. (Nach 12 Tagen tiefblau, nach 21 Tagen purpurrot, nach 33 Tagen hellrotbraun, nach 66 Tagen die gleiche Färbung.) Nach 100 Tagen war die spezifische Drehung des Produktes noch $(\alpha)_{j\,3,96} = 206{,}0$; $K_{3,86} = 6{,}95$, so dass die Veränderung noch nicht beendet war. Nach $8^1/_2$ Jahren waren noch 60 Proz. der Substanz ungelöst, und diese soll nun, nach Angabe der Autoren, fast reines Amylodextrin gewesen sein. Die Lösung des Produktes zeigte die Konstanten $(\alpha)_{j\,3,86} = 207{,}9^0$; $K_{3,86} = 9{,}09$, während das reine Amylodextrin nach den Autoren die Konstanten $(\alpha)_{j\,3,86} = 206{,}25$; $K_{3,86} = 9{,}07$ besitzt.

Ich selbst habe die mikrochemischen Versuche mit fast, aber nicht völlig in Amylodextrin umgewandelten Stärkekörnern wiederholt.

Die benutzten Stärkekornpseudomorphosen wurden in folgender Weise erhalten.

500 g Kartoffelstärke wurden mit 3 l Wasser und 500 g konz. Schwefelsäure am 28. 10. 88 übergossen und oft geschüttelt; am 13. 4. 91 wurde die Flüssigkeit abgegossen und durch neue verdünnte Schwefelsäure ersetzt. Am 28. 3. 94 wurden die Stärkekörner, welche vorher mit destilliertem Wasser öfter einige Wochen gewaschen waren, untersucht.

Ich bemerke gleich im voraus, dass sie sich mit Jodjodkalium alle nur hellbräunlich (wie reine Amylodextrinsphärite) färbten und dass die Lösung in kochendem Wasser sich mit sehr wenig Jod nur schwach rotviolett, mit mehr Jod tief rotbraun färbte.

Die allermeist noch ganz normal aussehenden Stärkekörner waren, entsprechend dem Substanzverluste, weniger stark lichtbrechend als die normalen Stärkekörner; sie verhielten sich im Polarisationsmikroskope ganz gleich den normalen Körnern, nur traten die Erscheinungen glänzender hervor. Jeder Splitter des Kornes war doppeltbrechend.

Die Schichten traten schärfer hervor. Manche Schichten machten ohne weiteres den Eindruck, als seien sie Hohlräume. Dass in der That einzelne Schichten ganz hohl sind, erkennt man leicht, wenn man die Körner in Wasser unter das Deckglas bringt und dann ganz sanft das Deckglas drückt. Die Körner sind, wie sich dabei zugleich herausstellt, äusserst spröde, spröder als die kurze Zeit mit Säuren behandelten Stärkekörner, und zerfallen leicht in zahlreiche Stücke, ohne dass irgend welcher Zusammenhang zwischen denselben bleibt, und da, wo eine besonders scharf hervortretende, schwach lichtbrechende Schicht vorhanden war, hebt sich dabei oft eine ganze Schale los. Eine solche abgehobene Schale habe ich in Fig. J, Taf. 8 abgebildet.

In Calciumnitratlösung quellen die Stärkekörner jetzt gar nicht mehr. Calciumnitratlösung löst vielmehr ganz langsam aus dem porösen Korn das Amylodextrin heraus, so dass selbst nach 3 Stunden ein zwar äusserst transparentes, aber immer noch fast alle Schichten des Kornes zeigendes Skelett übrig bleibt. Jedoch löst Calciumnitratlösung aus den verschiedenen Schichten sehr verschiedene Mengen von Substanz heraus.

Kalilauge löst die Substanz der Stärkekörner ein wenig schneller als

Digitized by Google

die Calciumnitratlösung, doch sind auch hier nach 3 Stunden von manchen Stärkekörnern noch vollkommene Skelette übrig.

Speichel greift bei 40° die Amylodextrinpseudomorphosen viel langsamer an als die intakten Stärkekörner; obgleich erstere ja viel substanzärmer und poröser sind, waren nach 30 Tagen von ihnen noch mehr und grössere Skelette vorhanden als von gewöhnlichen Stärkekörnern. Nach 5 Tagen sahen die Skelette der Amylodextrinpseudomorphosen wie Fig. A, Taf. 8 aus.

Das beste Mittel, sich über die Zusammensetzung dieser noch nicht völlig in Amylodextrin umgewandelten Körner zu orientieren, ist die Behandlung mit Wasser von 70 und von 100°. Wasser von 70° greift die Körner ähnlich wie Calciumnitratlösung an. Nach kurzer Zeit können sie in Skelette verwandelt sein, welche aussehen wie Fig. A, Taf. 8. Die Lösung, welche die Skelette umgiebt, färbt sich mit Jodjodkalium tief rotbraun, ein Zeichen, dass sie sehr viel Amylodextrin enthält. Die optische Wirksamkeit des Skelettes im Polarisationsmikroskope ist bedeutend geschwächt, so dass es sicher ist, dass das Amylodextrin in Form von Krystallfasern in dem Korne liegt. Erhitzt man langsam auf 100°, so bleiben in siedendem Wasser unlösliche Skelette zurück, und einzelne Schichten zerfallen in körnige Massen. Diese äusserst geringen Skelettmassen bestehen wohl teilweise noch aus α-Amylosekryställchen, enthalten jedoch noch Amylodextrin eingeschlossen. Sie (Fig. K, Taf. 8) färben sich mit Jodjodkalium schwach rötlich. Die Lösung der Substanz in siedender Kalilauge färbt sich nach dem Neutralisieren mit Essigsäure durch Jodjodkalium nicht rein blau, sondern violett.

Bei einer noch längeren Behandlung der Stärkekörner mit Säure würde wahrscheinlich auch dieser kleine Rest der α-Amylose in Amylodextrin übergehen.

Einwirkung von Speichel auf intakte Stärkekörner.

Seit Leuchs (1831, Ueber die Verzuckerung des Stärkemehles durch Speichel, Kastner's Archiv f. d. ges. Naturlehre) ist die Einwirkung des Speichels auf den Stärkekleister und die Stärkekörner der Gegenstand zahlreicher Arbeiten gewesen. Im allgemeinen sind die chemischen Wirkungen des Speichels auf Stärkekleister wohl qualitativ denen der Diastase gleich. Die Rotfärbung, welche man nach kurzer Einwirkung von wenig Speichel auf Stärkekleister nach Zusatz von Jod eintreten sieht, spricht für die Bildung von Amylodextrin. R. H. Chittenden und W. L. Griswald (On the diastatic action of saliva; Americ. chem. Journ. III, No. 5, p. 12, Sheffield Laborat. of Yall College. 1881) haben Maltose als Produkt der Einwirkung des Speichels bei 40° sicher nachgewiesen und auch Dextrine (?). Nur scheint der Speichel auch auf die Maltose noch invertierend einzuwirken und daraus Dextrose zu erzeugen (Chittenden und Griswald, l. c.). Nach Kjeldahl (I, S. 157) wirkt Speichel etwa so stark verzuckernd auf Kleister wie ein Auszug aus 1 T. Malz durch 1,7 T. Wasser, beide im Optimum ihrer Wirksamkeit (46° u. 60°). Auch darin stimmen Speichel und Diastase überein, dass die diastatische Wirkung derselben, gemessen durch die zuckerbildende Eigenschaft, direkt proportional der Menge des einwirkenden Fermentes mit der Grenze $R = 30$ (Kjeldahl I, S. 155) ist. Beim Speichel herrscht diese Proportionalität, wenn die Verdünnung des Speichels im Inversionsgemische wie 1 : 50 bis 200 ist

Digitized by Google

(CHITTENDEN and SMITH [1885], The diastatic action of saliva, as modified by various conditions, studied quantitatively; Transactions Connecticut Academy VII, Sheffield Labor. of Yall College). Nach KJELDAHL (I, S. 155) ist die zuckerbildende Kraft des Speichels bei 46° am grössten, geringer bei höherer und niederer Temperatur. Der normal alkalische, der naturelle Speichel, wirkt nach SCHLESINGER (I, S. 50) am kräftigsten, kräftiger als neutralisierter, saurer oder stark alkalischer.

NÄGELI (III, S. 113) sagt, Speichel wirke bei gewöhnlicher Temperatur nicht auf Stärkekörner ein. Das ist unrichtig. Kalter Speichel greift alle Stärkekörner an, Weizenstärke schon nach einigen Stunden deutlich, alle Stärkekörner relativ langsam.

Auf S. 113 u. 121 beschreibt NÄGELI das Verhalten der Kartoffelstärke gegen Speichel bei 45—60°, also bei Temperaturen, bei welchen schon Lösungsquellung mit ins Spiel kommt; auf S. 118 beschreibt er die ähnlichen Versuche mit Weizenstärke. Steril wurde der Speichel nicht erhalten, darauf ist bei Verwertung der Resultate NÄGELI's Rücksicht zu nehmen.

Ich gehe auf alle diese Dinge nicht näher ein, da sie für unsere Fragen wenig in Betracht kommen, und mache noch besonders darauf aufmerksam, dass man deshalb die vorausgeschickten litterarischen Notizen, im Gegensatz zu dem übrigen als unvollständig und nicht kritisch bearbeitete betrachten muss. Nur die Skelette, welche bei Einwirkung von Speichel auf ganze Stärkekörner entstehen, interessieren uns.

Lässt man mit Chloroform versetzten, dadurch völlig bakterienfrei bleibenden, frischen menschlichen Speichel in einem gut mit einem Korke verschlossenen Reagenzglase bei 41° 48 Stunden auf Kartoffelstärkekörner einwirken, so findet man danach die meisten Stärkekörner mit einem transparenten Hofe umgeben, welcher genau die Form, eventuell auch Schichtung der ursprünglichen Kornpartie zeigt; oder es ist auch von einem oder dem anderen Korn ein gleichartiger transparenter Rest des centralen Teiles des Kornes, dessen Hauptmasse gelöst ist, zurückgeblieben. Es soll besonders betont werden, dass es sich auch hier um die Entstehung wirklicher, vollkommen in ihrer Form unveränderter Skelette handelt, nicht etwa um Bruchstücke der Stärkekörner, die infolge ihrer Dünne den Eindruck von deutlicher geschichteten Skeletten machen. Das Ferment dringt ebenso zwischen die Krystallfasern der Stärkekörner ein wie die Säure, greift sie an und invertiert sie einzeln wie diese.

Die Skelette oder die transparenten Höfe (Fig. U, α, β, γ, Taf. 7) verhalten sich gegen Reagentien anders als der centrale, dichte Teil nicht völlig verwandelter Stärkekörner; letzterer zeigt noch die Reaktionen der unveränderten Stärkekörner. Zur Verwandlung eines grösseren Teiles der Stärkekörner einer Probe von Kartoffelstärke in β-Amylose freie Skelette und Lösung der anderen, keine Skelette zurücklassenden Stärkekörner muss man die Kartoffelstärke meist über 10 Tage mit dem Speichel bei 40° in Berührung lassen. Viele Stärkekörner werden unter fortgesetzter Bildung und Lösung eines sehr zarten Skelettrandes nach und nach kleiner, ohne dass ein vollkommenes Skelett entsteht, von anderen bleibt am Ende ein Skelett, welches sich mit Jod an keiner Stelle mehr blau färbt. Es geht schon daraus hervor, dass der schwerer angreifbare Körper, die Skelettsubstanz, schliesslich doch von dem Speichel gelöst wird. Arowroot

Digitized by Google

eignet sich zur Darstellung der Skelette ebenso gut als Kartoffelstärke. Die mit Speichel bei 40° behandelten Arowrootkörner liessen schon nach 3 Tagen meist alle kleine Skeletränder erkennen, und einzelne vollkommene Skelette fanden sich, die von kleinen Körnern herrührten. Nach 5 Tagen war die Zahl der fertigen Skelette reichlicher als bei der gleich behandelten Kartoffelstärke. Nach 12 Tagen war die Skelettbildung etwas weiter fortgeschritten, doch wuchs die Menge der Skelettsubstanz nur langsam, weil dieselbe eben gleichzeitig mit ihrer Bildung wieder teilweise gelöst wird. Am schnellsten erhält man Skelette aus zersprungenen oder gequetschten Stärkekörnern, da bei diesen die Fläche viel grösser ist, von welcher aus der Speichel eindringen, die Inversionsprodukte austreten können, die Lösung der β-Amylose also schneller erfolgen kann. Als ich Stärkekörner zwischen Glasplatten zerquetscht und dann dem Speichel ausgesetzt hatte, erhielt ich von den halb zerquetschten Stärkekörnern schon nach 2 Tagen ziemlich substanzreiche Skelette.

Auch Canna-Stärkekörner hinterlassen Skelette.

Körner, welche arm an α-Amylose und grobporig sind, geben keine Skelette. So z. B. bilden sich bei der Lösung von Weizenstärke in Speichel bei 40° Skelettränder nur an ganz dichten kleinen Körnern, nicht an den Grosskörnern; Skelette bleiben nicht übrig (siehe NÄGELI III, S. 118). Auch die schon in Zeit von 24 Stunden im Speichel löslichen Maisstärkekörner bildeten keine bemerkbaren Skelette. Wahrscheinlich wirkt in allen diesen Fällen in erster Linie der geringe Zusammenhang der α-Amylosetrichite in der Weise, dass die ungelöst bleibenden äusserst kleinen α-Amylosekryställchen sich völlig voneinander lösen und so unsichtbar werden; erst in zweiter Linie wirkt die Lösung der geringeren Menge der α-Amylose durch das Ferment und die geringere Möglichkeit der Anhäufung des Amylodextrins, bei der durch die Grobporigkeit bedingten grösseren Menge des für jedes Kryställchen vorhandenen Lösungsmittels.

Die Speichelskelette zeigen die gleichen optischen Erscheinungen wie die unbehandelten Stärkekörner, nur sind sie, entsprechend ihrer Substanzarmut, in jeder Beziehung optisch weniger wirksam. In manchen Fällen erscheinen sie kräftiger radial gestreift als die intakten Stärkekörner.

Jodjodkalium färbt die Skelette blass kupferrot, nach und nach rötlichbraun (siehe auch NÄGELI III, S. 185).

Wasser von 90° löst entschieden ziemlich viel Substanz aus den Stärkeskeletten heraus, da sie nach und nach transparenter werden, doch lösen sie sich auch in kochendem Wasser nicht völlig, verquellen auch nicht. (MOHL II, S. 228). Nach dem Kochen färben sie sich aber mit Jodjodkalium oft deutlich violett. Da keine Quellung erfolgt, und Rotfärbung der Skelette vor dem Kochen, schwache Violettfärbung nach dem Kochen beobachtet wurde, so ist anzunehmen, dass diese geringen Skelettrückstände aus Amylodextrin und α-Amylose in annähernd gleichen Mengen, vielleicht noch mit Spuren von β-Amylose, bestehen.

Zweiprozentige Kalilauge verändert sie innerhalb 20 Minuten nicht, löst sie aber bei sehr langer Einwirkung (siehe auch MOHL II, S. 237), indem sie die Skelette auslaugt, schliesslich sie wahrscheinlich dadurch zum Verschwinden bringend, dass sie die α-Amylosekryställchen verteilt, die Amylodextrinkryställchen löst.

Salzsäure löst die Skelette sofort.

Digitized by Google

Wie sich eine mit Essigsäure neutralisierte Lösung der Skelette mit Jod färbt, habe ich nicht sicher konstatieren können, da ganz reine Skelette in genügender Menge nicht dargestellt worden sind; doch scheint die Färbung rotviolett zu sein.

Die Speichelskelette scheinen danach aus α-Amylosekryställchen und Amylodextrinkryställchen zusammengesetzt zu sein und bezüglich ihrer Zusammensetzung zwischen den mit heisser und den mit kalter verdünnter Säure dargestellten Skeletten zu stehen. Meine frühere Annahme, dass sie ausschliesslich aus Amylodextrin beständen, ist also nicht richtig gewesen; es beteiligt sich an der Zusammensetzung derselben anscheinend auch Amylose.

Die Einwirkung der Diastase auf intakte Stärkekörner.

Wenn auch ein Volumen eines äusserst konzentrierten Malzauszuges im verdünnten Zustande fast so stark verzuckernd auf Kleister wirkt wie ein gleiches Volumen gleich verdünnten Speichels, so ist doch die Wirkung des Speichels und des Malzauszuges auf ganze Stärkekörner im allgemeinen nicht ganz gleich; vielleicht spielt dabei die starke Schwächung eine Rolle, welche die Diastasewirkung durch die sich im Stärkekorn anhäufenden Inversionsprodukte erfahren kann. Auffallende Differenzen zwischen der Speichelwirkung und zwischen der Diastasewirkung treten nur dann zu Tage, wenn man die Fermente auf die relativ dichten, auch in Speichel nur langsam löslichen Stärkekörner einwirken lässt, wie sie in den Rhizomen vorkommen, Stärkekörner, welche also dazu bestimmt sind, langsam und wesentlich von aussen von der in den Chromatophoren gelösten konzentrierten Diastase angegriffen zu werden. Dagegen sind die Erscheinungen, welche man bei Lösung der durch Speichel und Diastase leicht angreifbaren Stärkekörner der Samen beobachtet, für beide gleichwertig verdünnte Fermente fast gleich. Ich mache hierzu auf meine Angaben in dem Abschnitte über die Monographie der Stärkekörner des Endosperms von Hordeum distichum aufmerksam. Dass die Diastase auch, ebenso wie der Speichel, in die porösen Stärkekörner einzudringen vermag, geht zuerst aus der Thatsache hervor, dass sich in lebendfeuchten Stärkekörnern des Endosperms von Hordeum nach dem Einlegen in Malzauszug häufig vom Centrum ausgehende Spalten bilden (Taf. 1, Fig. J, b'), welche nur dadurch zu Stande kommen können, dass durch das eindringende Ferment eine Anschwellung des Kornes erfolgt. Ferner zeigte, wie auch in der Monographie der Dieffenbachia-Stärkekörner mitgeteilt ist, die Vergleichung der 3 Wochen mit Malzauszug behandelten Stärkekörner von Dieffenbachia mit unbehandelten, dass die mit Diastase behandelten Stärkekörner transparenter geworden waren, also innen etwas an Substanz verloren hatten oder innen sonst verändert waren.

Hier werden wir nun schliesslich sehen, dass die Substanz der Stärkekörner der Kartoffel beim Liegen in Malzauszug ähnliche Veränderungen im Innern erfährt wie die im Speichel liegenden Stärkekörner, so dass also jetzt ein dritter Beweis für die Fähigkeit der Diastase, auch in die dichtesten Stärkekörner einzudringen, erbracht ist.

Früher ist von verschiedenen Seiten der Satz ausgesprochen worden, dass Malzauszug unverquollene Stärkekörner überhaupt nicht angreife, so z. B. von O' Sullivan und von Brown und Heron (III, S. 206). Letztere haben sich

Digitized by Google

jetzt (IV, S. 511) vom Gegenteil überzeugt, und KJELDAHL (I, S. 138), welcher die Versuche O' SULLIVAN's wiederholte, sagt folgendes:

„En répétant les expériences de M. O' S. avec de l'amidon de froment, j'ai trouvé que l'extrait de malt pouvait en dissoudre une quantité sensible déjà à la température ordinaire, et encore davantage à des températures plus élevées, mais inférieures à celle de la formation de l'empois, par ex. à 50°. Dans la dissolution ainsi obtenue, la maltose était toujours l'élément de beaucoup prédominant, ce qui s'explique facilement, la diastase s' y trouvant en très grand excès."

Nach den in der Litteratur gemachten Angaben und nach meinen mitzuteilenden Untersuchungen ist es nicht mehr zweifelhaft, dass das Malzferment jede Schicht eines jeden Stärkekorns schon bei gewöhnlicher Temperatur zu lösen vermag, wenn die Einwirkung genügend lange währt. Bei 40° wirkt der Malzauszug übrigens intensiver auf intakte Stärkekörner als bei 17°. Ich setzte gleichzeitig Proben derselben Weizenstärke mit dem gleichen Malzauszug bei 17° und 40° an. Bei 40° waren nach 24 Stunden alle Grosskörner gelöst; bei gewöhnlicher Temperatur währte die Lösung erheblich länger. Ein Druck von 3 Atmosphären, den ich auf das Gemisch von Weizenstärkekörnern und Malzauszug einwirken liess, schien die Lösung der Stärkekörner nicht wesentlich zu beschleunigen.

Bei der Beurteilung der Diastasewirkung ist nicht zu übersehen, dass die Angriffserscheinungen bei den verschiedenenen Stärkekörnern selbst dann, wenn die durch das Ferment gelöste Substanzmenge gleich ist, doch sehr verschieden deutlich sein können. Leicht sichtbar werden alle Angriffe dann, wenn sie im Innern oder an der Oberfläche des Stärkekornes Höhlungen irgend welcher Art schaffen, während eine gleichmässige Auflösung peripherischer Schichten, vorzüglich bei centrischen Stärkekörnern, äusserst schwierig nachzuweisen ist.

In erster Linie wird wohl für die Schnelligkeit, mit welcher eine bestimmte Diastaselösung eine Schicht eines Stärkekornes angreift, deren Bau in Betracht kommen, da es leicht einzusehen ist, dass eine Schicht aus sehr dicht stehenden, relativ dicken Krystallen langsamer gelöst werden muss als eine solche, welche aus locker gestellten, sehr zarten Kryställchen besteht; im ersteren Falle ist ja einmal die Menge der Diastaselösung, welche den einzelnen Krystall umspült, relativ gering, dann ist die Auswanderung der Inversionsprodukte erschwert, und schliesslich ist die Grösse der Angriffsfläche, welche auf die Gewichtseinheit der Krystalle kommt, eine relativ geringe. Wie weit ausserdem für die Schnelligkeit der Einwirkung der Diastase der relative Gehalt an α- und β-Amylosekrystallen in Betracht kommt, ist vorläufig nicht zu entscheiden.

Für die Versuche, deren Resultate ich in dem Folgenden kurz mitteile, wurde stets Malzauszug benutzt, welcher durch Zusatz von Chloroform völlig bakterienfrei erhalten wurde. Da Malzauszug bei längerem Stehen in seiner Wirksamkeit abnimmt, so wurde für öftere Erneuerung desselben gesorgt.

Am schnellsten gehen die Stärkekörner in Lösung, in welchen durch die Fermentwirkung Porenkanäle entstehen, die zwischen den Amylosekryställchen verlaufen, sofort eine grosse Angriffsfläche schaffen und die Schichten alle sofort auch seitlich frei legen. Bei diesen Körnern, vorzüglich wenn sie vor dem Versuche einmal trocken wurden, wird auch jeder Angriff sofort auffällig. Ich beziehe mich hier auf meine Beschreibung der Lösungserscheinungen

Digitized by Google

der Stärkekörner von Hordeum. Aehnlich schnell wie Hordeum werden die Angriffe des Malzauszuges auffällig bei den Stärkekörnern des Endosperms von Triticum, Zea Mais, besonders auch bei den Stärkekörnern des Buchweizensamens, worauf schon BARANETZKY (I, S. 47) aufmerksam macht, der diese Stärkekörner in 48 Stunden in Diastaselösung verschwinden sah und den Lösungsprozess derselben richtig beschreibt. In Fig. P 1 bis P 7, Taf. 7, sind die Stärkekörner des Maissamens in verschiedenen Lösungsstadien vom 1.—20. Tage der Einwirkung des Fermentes abgebildet. Die langsame Wirkung ist hier dadurch verursacht, dass es Stärkekörner aus dem frischen Endosperm waren, welche Verwendung fanden, und dass der Malzauszug nicht erneuert wurde; trockne Stärkekörner werden schneller angegriffen, da sich in ihnen von vornherein Risse finden, welche den Eintritt des Fermentes in das Korn erleichtern. Die Grosskörner selbstbereiteter, trockner Weizenstärke sah ich innerhalb 80 Stunden bei 15° C in einem Malzauszuge fast alle gelöst werden; die Kleinkörner und manche Grosskörner widerstehen länger. Aehnlich schnell löslich scheinen nach GRIS' Angaben (I, 1860) die Stärkekörner der Endosperme von Emex spinosa, Rheum rhaponticum, Polygonum orientale und von Coix Lacryma zu sein.

Für monarche, excentrische Stärkekörner aus Rhizomen und Wurzeln war bisher nicht entschieden, ob bakterienfreier Malzauszug sie anzugreifen vermöge. Ich habe deshalb hierüber besondere Versuche angestellt. Alle diese Körner leisten, wie gesagt, der Diastase relativ energischen Widerstand, jedoch ist diese für die verschiedenen Species immerhin sehr verschieden und, wie Dieffenbachia lehrt, werden diejenigen dieser Stärkesorten, welche Speichel am leichtesten angreift, auch von Diastase am leichtesten gelöst. Als relativ leicht angreifbar erwiesen sich also besonders die Stärkekörner von Dieffenbachia; wie ich in deren Monographie dargelegt habe (siehe auch Fig. X. u. Y, Taf. III), waren dieselben, als ich Malzauszug auf sie einwirken liess, schon nach 3 Wochen von Rissen aus angegriffen, und war dabei dann auch die periphere Schicht auf grössere Strecken weggelöst. Nach mehrmonatlicher Einwirkung konnte man auch direkten Angriff der intakten peripherischen Schichten konstatieren.

Es ist also unzweifelhaft, dass energisch wirkende Diastaselösung die dichten Stärkekörner ganz ähnlich anzugreifen vermag wie die Chromatophoren der lebenden Zelle.

Noch langsamer erfolgte der Angriff auf Kartoffelstärkekörner. Diese besitzen aussen häufig eine sehr dichte, vielleicht auch an α-Amylose reiche Schicht, welche zur Zeit des Uebergangs der Knolle in den Ruhestand entstanden ist. Diese Schicht wird von dem Ferment nur sehr langsam angegriffen. Sind die peripheren Schichten durchbrochen, so geht die Lösung etwas schneller vor sich, jedoch immerhin noch langsam.

Als ich Stärkekörner der Kartoffelfrucht, welche in Lösung begriffen waren, mit Diastase behandelte, so wurden erst nach viermonatlicher Einwirkung deutliche Anzeichen der Lösung bemerkbar.

Selbstdargestellte Stärkekörner aus ruhenden Kartoffelknollen liessen erst nach dreimonatlicher Behandlung mit häufig gewechseltem Malzauszug (1 + 3) bei 40° deutliche Zeichen des Angriffes der Diastase erkennen. Viele erschienen auf der Oberfläche fein punktiert. Nach sechsmonatlicher Behand-

Digitized by Google

lung war die Aussenschicht gröber punktiert und in manchen Fällen oberflächlich durch eingeätzte Rinnen gefurcht.

Diejenigen Stärkekörner, welche gröbere Risse erhalten hatten, waren von diesen aus deutlich angegriffen worden, teilweise war das Korn ausgehöhlt, teilweise waren nur die Risse erweitert, und zwar nach innen zu etwas mehr erweitert als aussen. Alle Schichten waren also seitlich angegriffen, die äussersten, sehr dichten, aber relativ wenig. Der Schutz, welchen die dichteren peripherischen Schichten den lockeren inneren gegen den Diastaseangriff gewähren, spricht sehr dafür, dass für die Schnelligkeit der Lösung die Leichtigkeit, mit welcher das Auswandern der Inversionsprodukte erfolgen kann, grosse Bedeutung hat.

Dass bei Einwirkung der Diastase auf intakte Stärkekörner chemische Veränderungen in den ungelöst bleibenden, schwerlöslichen Resten der Stärkekörner hervorgebracht werden, war bisher nicht mit Sicherheit bewiesen. In der That sind dieselben auch schwierig und selten zu konstatieren. Wie es mit Speichel nur unter bestimmten Bedingungen gelingt, Skelette zu erhalten, welche sich mit Jod schwach rot färben, wie die Skelettbildung durch Speichel an zerdrückten Körnern leichter eintritt als an ganzen, wie ferner die leicht löslichen Stärkekörner schwieriger Skelette geben als die schwer löslichen, so verhält es sich in allen Punkten auch für die Diastase, nur sind zur Skelettbildung durch Diastase, wie es scheint, die Bedingungen noch komplizierter, und neigt die Diastase im allgemeinen mehr dazu, die verschiedenen Trichite des Stärkekornes gleichzeitig zu lösen als der Speichel und erzeugt wohl noch schwieriger Amylodextrinpseudomorphosen als dieser. Wie ich bei „Dieffenbachia" angegeben habe, findet man bei längerer Behandlung von Stärkekörnern der Dieffenbachia mit Diastase, in der Kälte und bei 40°, nicht selten mit zahlreichen Rissen versehene Stärkekörner, deren Substanz sich teilweise mit einem Ueberschusse von Jodjodkaliumlösung nicht mehr sofort blau färbt, sogar in einzelnen Fällen bis $^1/_5$ an der Basis in Skelette verwandelte, nicht durch Risse veränderte Stärkekörner, und ebenso habe ich bei zerbrochenen Stärkekörnern der Kartoffel, welche 6 Monate der Diastasewirkung bei 40° ausgesetzt worden waren, an einzelnen kleinen Stellen Skelettbildung beobachtet. Wie weit diese Stellen verändert waren, ob sie aus reinen α-Amylosekryställchen, aus reinem Amylodextrin oder aus beiden Körpern bestanden und ob sie noch β-Amylose einschlossen, habe ich nicht untersuchen können, weil die Skelettbildung zu vereinzelt vorkam und eben nur an beschränkten Stellen sonst wenig veränderter Stärkekörner. Ich will nur noch bemerken, dass ich die Skelette bei Dieffenbachia doppelbrechend fand.

Dieser Seltenheit, mit welcher die Skelettbildung bei Einwirkung des Malzauszuges eintritt, entspricht das seltene Vorkommen derartiger Erscheinungen in der lebenden Pflanze, wobei zu berücksichtigen ist, dass bei kräftigerer Fermentwirkung wahrscheinlich Skelettbildung überhaupt nicht mehr eintritt. Konzentrierte Schwefelsäure wirkt ja auch nie skelettbildend, nur völlig lösend, während die substanzreichsten Skelette bei Einwirkung verdünnter Säure auf Stärkekörner entstehen. Vielleicht gehören jedoch die von mir (III, S. 360) früher erwähnten Erscheinungen an den Stärkekörnern des austreibenden Wurzelstockes von Dioscorea villosa (III, Taf. XX, Fig. 15a) und Aristolochia Clematitis hierher.

Digitized by Google

II. Die Stärkekörner in physikalischer Beziehung.

E. Die Sphärokrystalle, speziell die der Kohlehydrate.

In den vorigen Abschnitten dieser Arbeit ist der Beweis dafür geführt worden, dass die Substanz, aus welcher die Stärkekörner zusammengesetzt sind, keine einheitliche ist, dass vielmehr die Amylose in zwei Modifikationen, α und β, darin vorkommt, und dass ferner das gut charakterisierte Amylodextrin am Aufbaue vieler Stärkekörner teilnimmt. In den Kapiteln II, III und IV soll nun weiter, soweit es möglich ist, der Beweis geführt werden, dass diese Substanzen im Stärkekorn im krystallisierten Zustande enthalten sind, und dass die Kryställchen der verschiedenen Substanzen miteinander einen Sphärokrystall (kein Sphärokrystalloid) bilden.

Da die Vorstellung, welche wir uns von der Struktur des Stärkekorns machen können, hauptsächlich davon abhängt, welchen Begriff wir mit dem Worte Sphärokrystall verbinden, und da dieser Begriff von den verschiedenen Autoren, z. B. von SCHIMPER, HANSEN, BÜTSCHLI, recht ungleichartig definiert worden ist, so ist es nötig, dass ich zuerst eine kurze Darstellung dessen gebe, was die Mineralogen und was ich unter einem Sphärokrystall verstehe. Danach werde ich zu zeigen versuchen, dass die Stärkekörner in allen Punkten mit den Sphärokrystallen anderer Kohlehydrate übereinstimmen, mit Ausnahme der den Stärkekörnern zukommenden Lösungsquellung. Die Besprechung der Lösungsquellung auf Grundlage der im ersten Kapitel dargelegten Eigenschaften der β-Amylose wird zeigen, dass diese Lösungsquellung nicht als ein prinzipieller Unterschied zwischen den Sphärokrystallen anderer Kohlehydrate und den Stärkekörnern aufgefasst werden darf.

Ueber die Entstehung des Namens und des Begriffes Sphärokrystall habe ich schon früher (XIII) eine Notiz gegeben.

NÄGELI (VI) brauchte den Namen zuerst für die in Alkoholmaterial von Acetabularia mediterranea auftretenden, mikroskopisch kleinen, kugelförmigen Gebilde mit mehr oder weniger deutlich radialer Struktur, mit mehr oder weniger deutlicher Schichtung, welche im Polarisationsmikroskope ein Kreuz zeigten; wie sich später herausstellte, gehören sie wahrscheinlich einem Kohlehydrate an (LEITGEB I, S. 297). SACHS nannte 1864 ähnliche Gebilde aus Inulin, welche

Digitized by Google

er im Reagensglase darstellen konnte, ebenso (SACHS I). Auch die dritte Verbindung, deren Sphärite Sphärokrystalle genannt wurden, war ein Kohlehydrat. WALTER NÄGELI (I) bezeichnete 1874 die Scheibchen des Amylodextrins als Sphärokrystalle.

In die Krystallkunde hat dann wohl LEHMANN den Ausdruck eingeführt (II; und I, S. 385), und ROSENBUSCH (Ia, 1885, S. 33) übernimmt ihn von LEHMANN. ROSENBUSCH gebraucht ihn für „homogene kuglige Krystallgebilde radialfaseriger Struktur, mit bald rauher, bald mehr oder weniger glatter Oberfläche". Die Sphärokrystalle bilden bei ROSENBUSCH eine Unterabteilung der Sphärolithe, welche im allgemeinen kugelige Aggregate sind (Ia, 1885, S. 65). Die Sphärolithe „bestehen bald aus an und für sich einfachbrechender amorpher Substanz, bald aus krystalliner Masse in konzentrisch schaliger oder radialstrahliger Anordnung, oder endlich es treten beide Anordnungsformen deutlich neben einander auf, und die Kugeln bestehen aus konzentrischen Schalen, die ihrerseits aus zur Schale senkrecht gestellten Individuen aufgebaut sind. Seltener sind kugelige Aggregate, bei denen eine radiale oder konzentrische Anordnung nicht hervortritt". Ich will noch bemerken, dass LEITGEB's (1) Sphärite den Sphärolithen in dem oben angegebenen Sinne entsprechen. Wir schliessen uns in dieser Arbeit bezüglich der Umgrenzung des Begriffes Sphärokrystall an NÄGELI und ROSENBUSCH an. Sphärokrystalle finden sich im Mineralreiche häufig, kommen in der lebenden Pflanze und in Tieren vor und lassen sich sehr leicht aus anorganischen und organischen Substanzen künstlich herstellen.

So z. B. finden sich mikroskopische Sphärokrystalle und alle schon mit blossem Auge erkennbaren, grobfaserigen Sphärolithe und Krystallknäule in den Lipariten (ROSENBUSCH, Ib, 549, 1887); sie treten bei Calcit (Oolithkörner), bei Quarz (Chalcedon) auf. Die ersten eingehenden Untersuchungen über Sphärolithe des Mineralreiches machte BREWSTER (I), später sind sie vorzüglich von ROSENBUSCH, BERTRAND (Sur les propriétés optiques des corps crystallisés présentant la forme sphérolithique, C. R. 1882, 94, 542), MICHEL-LÉVY (Des différentes formes de sphérolithes dans les roches éruptives, Mémoire sur la variolite de la Durance, Bulletin de la Société géol. Fr., (3) V, 257—266, et Compt. rend. 1882, 94, 465), MALLARD (Sur quelques phénomènes de polarisation chromatique, Bulletin de la Société minéralogique de France, 1881, Tome IV, p. 66—71) und anderen genauer studiert worden.

In lebenden Pflanzen findet man ziemlich häufig Calciumoxalat in Form von Sphärokrystallen; so fand HÖHNEL (I) solche im Marke der Achsen von Terminalia Bellerica und paniculata; DE BARY (I) fand sie in den Mycelzellen von Phallus caninus, MOEBIUS (I) bei Phyllocactus, Cereus, Epiphyllum und Mammillaria. KOHL (I) untersuchte die Kalkoxalatsphärokrystalle etwas genauer und fand unter anderem, dass die meisten Oxalatsphärokrystalle ein dunkles, orthogonales Kreuz zwischen den gekreuzten Nikols zeigen, während andere nur hell aufleuchten und dabei ein körniges Gefüge besitzen.

Andere Verbindungen kommen ebenfalls nicht selten in Form von Sphärokrystallen in der lebenden Pflanzenzelle vor, doch ist wohl darauf noch nicht genügend geachtet worden. Wahrscheinlich gehören die Kugeln, welche NÄGELI in der Schale eines Apfels fand (NÄGELI VII), auch hierher, wohl auch die

Digitized by Google

Cellulinkörner PRINGSHEIM's (I). Ich selbst fand in den Epidermiszellen der Blüten einiger tropischer Orchideen schöne, ein deutliches Kreuz zeigende Sphärokrystalle, ebenso solche in abgepflückten Kartoffelfrüchten, welche einige Zeit gelegen hatten.

Da, wo Ausscheidung fester Körper im lebenden Cytoplasma oder den Chromatophoren vorkommt, ist durch die zähflüssige Beschaffenheit dieser Flüssigkeiten eine wichtige Bedingung für die Entstehung der Sphärokrystalle gegeben; dieselbe ist auch dann noch vorhanden, wenn die Zelle langsam abstirbt und zugleich eine Ausscheidung von zähen Flüssigkeiten und relativ leicht krystallisierenden Substanzen in der Zelle stattfindet. Man erhält deshalb sehr leicht Sphärokrystalle in toten Geweben, wenn man geeignete Pflanzenteile in Alkohol oder Glycerin einlegt. Auf diese Weise entstandene, „künstlich" in den toten Geweben erzeugte Sphärokrystalle sind sehr häufig von den Botanikern untersucht worden; NÄGELI (VI), SACHS (I, Inulin), PFEFFER (II, Hesperidin), RUSSOW (I, S. 110), KRAUS (I), KOLDERUP-ROSENVINGE (I), HANSEN (I, Calciumphosphat), vorzüglich auch LEITGEB (I, Inulin und Calciumphosphat) haben unsere Kenntnisse in dieser Hinsicht gefördert.

Von biologischer Seite hat man dann auch versucht, die Sphärokrystalle ausserhalb der toten Pflanzenzelle zu züchten. Sphärite von Calciumcarbonat züchtete FAMINTZIN (I, 1869), ebenso HARTING (I, 1872). HANSEN stellte Calciumphosphat- und Calciumcarbonatsphärite her (I, 1881, S. 112), LEITGEB (I) ebenso. KOHL (I, S. 26, 1889) züchtete Calciumoxalat-Sphärokrystalle. Inulinsphärokrystalle hat nach SACHS besonders LEITGEB (I, S. 281) dargestellt und untersucht.

Von krystallographischer Seite haben sich vorzüglich BREWSTER (I), FOX TALBOT (1836), DALLAS (I), REINSCH (II), LEHMANN (II) mit der Züchtung von Sphärokrystallen beschäftigt.

DALLAS benutzte Kupfersulfat, Bleiacetat, Morphiumhydrochlorat etc., welche er in Gummi- oder Dextrinlösung auflöste.

REINSCH benutzte 1 Teil Zinksulfat, 2 Teile Salpetersäure und 20 Teile Wasser. Beim Verdampfen der Lösung auf dem Objektträger erhielt er schöne Sphärite. Ferner experimentierte er in gleicher Weise mit Mangansulfat, Kaliumsulfat, 1 Teil Kaliumsulfat + 2 Teile Natriumsulfat, 1 Teil Ammoniumsulfat + 2 Teile Natriumsulfat.

Wenn man sich eingehend mit der Darstellung von Sphärokrystallen beschäftigt, so wird man leicht die Beobachtung machen, dass ein zur Sphärokrystallbildung neigender Körper auch leicht in Aggregatformen krystallisiert, die man als „kugelige Krystallgruppen mit centralem Stützpunkt" bezeichnen kann, und dass es von diesen Krystallgruppen zu Sphärokrystallen, deren Einzelkrystalle man mit dem Mikroskop nicht mehr erkennen kann, alle Uebergängen giebt.

Diese Uebergänge findet man auch in der Natur.

Aus Calciumoxalat bestehend findet man die in Rede stehenden Krystallgruppen z. B. sehr häufig in lebenden Pflanzenzellen; sie werden von den Botanikern als Oxalatdrusen bezeichne. Wie KOHL (I, S. 29) zeigte, liegen derartigen Krystallgruppen, wenn sie aus tetragonalen Krystallen bestehen, häufig grosse, abgestumpfte tetragonale Prismen zu Grunde, an deren Wänden dann zahlreiche kleine Prismen

Digitized by Google

festsitzen. Die aus monoklinen Oxalatkrystallen bestehenden kugelförmigen Krystallgruppen gehen häufig von einem Krystall der Form $\infty P . oP$ oder $\infty P . oP . mP \infty$ aus (Fig. U, Taf. 8). Durch weiteren Ausbau solcher Anfänge geht schliesslich eine kugelförmige Krystallgruppe hervor, in welcher die einzelnen Krystallindividuen noch deutlich zu unterscheiden sind.

Von diesen „Krystalldrusen" zu den typischen Sphärokrystallen des Calciumoxalates giebt es dann bei den natürlich vorkommenden Oxalatausscheidungen der Pflanzenzelle allerhand Uebergänge. So z. B. fand HÖHNEL (I, S. 177) solche Uebergänge im Marke der Zweige von Terminalia Bellerica. Von den Sphärokrystallen des Oxalates sagte er: „Sie entstehen offenbar aus Drusen von schmalen Krystallen, die so lange wachsen, bis sie sämtlich die Zellwand berühren. Man findet in der That alle Uebergänge von einfachen Drusen bis zu vollständigen Sphärokrystallen."

Ich habe schon 1884 (XIII, S. 331) darauf aufmerksam gemacht, dass man vorzüglich bei Krystallisationsversuchen mit Kohlehydraten Gelegenheit hat, alle Uebergänge zwischen kugelförmigen Krystallgruppen und typischen Sphärokrystallen zu beobachten. Krystallisieren bei der Reindarstellung von Kohlehydraten die Kohlehydrate aus sehr unreinen Lösungen, so erhält man allermeist zuerst homogen erscheinende Sphärokrystalle, in denen man (wie in den meisten intakten Stärkekörnern) noch nicht einmal eine radiale Streifung wahrnehmen kann, die aber in polarisiertem Lichte deutlich ein orthogonales Kreuz zeigen. Hier und da tritt in solchen äusserst fein krystallischen Gruppen aber doch schon eine Schichtung auf, von der wir später zu reden haben. Vorzüglich bilden sich solche Sphärokrystalle leicht aus bei Kohlehydraten von hohem Molekulargewichte, z. B. bei Amylodextrin, Irisin, Inulin.

Aus käuflichem Inulin erhielt ich solche Sphärite, welche aus vollkommenen, anscheinend homogenen Kugeln bestanden, die ausser durch die in radialer Richtung leicht eintretende Rissbildung und das im Polarisationsapparate hervortretende orthogonale Kreuz direkt nicht als Sphärite zu erkennen waren, durch Lösen von Inulin in Gelatinelösung und Stehenlassen. Schöner wuchsen scheinbar strukturlose Sphärite in einem Gemische von 1 Teil dicker Gummilösung mit 1 Teil einer Lösung von 1 Teil Inulin und 2 Teilen Wasser selbst unter dem Objektträger oder im Hängetropfen, besser im Reagensglase. Dagegen bildeten sich in einer nicht zu konzentrierten Lösung von käuflichem Inulin, der etwas Chloroform zugesetzt worden war, nach längerem Stehen kugelförmige Krystallgruppen, welche aus äusserst feinen, locker gestellten, radial angeordneten, deutlich zu unterscheidenden Krystallindividuen zusammengesetzt waren.

Bei der Darstellung des Amylodextrins bildeten sich, solange die Lösungen noch bis 20 Proz. Amylose und Dextrin enthielten, Sphärokrystalle sehr leicht beim Gefrierenlassen der Lösung oder beim Verdampfen der Lösungen oder beim langsamen Abkühlenlassen konzentrierter Lösungen. Diese aus unreinen Lösungen entstehenden Sphärokrystalle, welche sehr viel amorphe Amylose und sehr viel Dextrin einschliessen, verhalten sich eigentümlich. Sie bilden, vorzüglich dann, wenn man sie durch Ausfrieren herstellt, meist mehr oder weniger flache Scheiben, wie sie z. B. WALTER NÄGELI (I, Fig. 5) abbildet. In etwas reinerer Mutterlauge werden die Scheiben dicker, wie ich es in Fig. T, Taf. 8, *o* und *s* abgebildet habe; sie können sogar fast kugelförmig werden, mit kaum

Digitized by Google

bemerkbaren Abplattungen an zwei gegenüberliegenden Punkten. Radialfaserige Struktur dieser Gebilde ist meist durchaus nicht zu erkennen, nur in seltenen Fällen tritt sie spurweise hervor. Schichtung findet man unter Umständen mehr oder weniger deutlich ausgebildet, oft fehlt sie jedoch ganz. Höchst interessant sind die schon von W. NÄGELI erkannten optischen Eigentümlichkeiten dieser Sphärite, welche ich gleich hier mit den Worten von W. NÄGELI beschreiben will, um dann später nicht mehr auf sie einzugehen zu brauchen.

W. NÄGELI sagt: „Bringt man die Scheibchen zwischen die beiden Nicols des Polarisationsapparates, so zeigen sie die nämliche Erscheinung wie Sphärokrystalle oder Stärkekörner und, wie ich gleichzeitig bemerken will, der Rückstand nach der Behandlung der Stärke mit Säuren. Man sieht das bekannte schwarze Kreuz auf hellem Grunde, besonders deutlich bei den grösseren Körnern, bei welchen es jedoch oft etwas verbogen aussieht.

Es ergiebt sich jedoch hier eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit. Während nämlich bei den Stärkekörnern und Sphärokrystallen das schwarze Kreuz mit den Schwingungsebenen des unteren und oberen Nikol zusammenfällt, ist dasselbe bei den Amylodextrinscheibchen um 35—50° gedreht, so dass wir also hier statt eines orthogonalen nahezu ein diagonales Kreuz haben. — Fügt man ein Gipsplättchen ein, so erhält man das zweifarbige Kreuz z. B. mit einem solchen, das „rot erster Ordnung" giebt, blau und gelb (Fig. 6). (Die Sache verhält sich so, dass an Stelle des schwarzen Kreuzes ein rotes tritt, die dazwischen liegenden Sektionen blau und gelb erscheinen, MEYER.) Dieselbe Figur zeigt, dass die Farbe der Arme wechselt, so dass wir den horizontalen Arm teils blau, teils gelb sehen, den vertikalen entgegengesetzt. Dies rührt davon her, dass dasselbe Korn, von beiden Seiten betrachtet, verschieden gefärbt aussieht. Dreht man ein solches, das nach einer bestimmten Richtung Blau, nach der darauf senkrechten Gelb zeigte, auf seine andere Seite, so hat man nur in der ersteren Richtung nicht mehr Blau, sondern Gelb, in der letzteren dagegen jetzt Blau (Fig. 7 *a*, *b*). — Von der schmalen Seite gesehen, scheinen die Scheibchen keine Farbe zu geben."

Hierzu habe ich nur zu bemerken, dass alle, auch die scheinbar fast völlig kugelförmigen Körner die von NÄGELI für die „Scheibchen" beschriebenen Erscheinungen zeigen. Sie besitzen eine Ober- und eine Unterseite, welche eine verschiedene Lage der Farben zeigt, wenn man sie bei eingeschalteten Gipsplättchen betrachtet. Fast kugelige Körner, welche nur noch eine äusserst schwache Abplattung erkennen lassen, zeigen, dass in der That diese Abplattung der Fläche der NÄGELI'schen Scheibchen entspricht.

Bei grösseren Sphärokrystallen findet man stets eine ähnliche Biegung der Arme des Kreuzes, wie sie in Fig. Tt, Taf. 8 dargestellt ist.

Die Entstehung dieser Scheibchen ist vielleicht dadurch bedingt, dass zähe Amylosetröpfchen, welche beim Ausscheiden aus Lösungen, vorzüglich beim Ausfrieren der Lösung häufig linsenförmig ausfallen, als Unterlage, zu Krystallisationscentren für die Nädelchen werden. Bei Behandlung derartiger Sphärokrystalle mit Jod findet man häufig einen sich intensiv blau färbenden Kern, das Tröpfchen der amylosigen Wasserlösung.

Reinere Lösungen geben häufig Sphärokrystalle, welche eine unregelmässige, fast orthogonale Lage der Balken des optischen Kreuzes zeigen.

Digitized by Google

Lässt man **reine**, alkoholische Amylodextrinlösungen über Kalk stehen, so scheidet sich das Amylodextrin dagegen nur in ganz normalen Sphärokrystallen ab. Man kann homogene, kaum radial gestreifte und schwach oder stärker geschichtete Sphärokrystalle ziehen, dann aber auch solche, welche deutlich aus nadelförmigen Krystallen zusammengesetzt erscheinen (Fig. V *b*, Taf. 8). Die aus reinem Material gewonnenen Sphärokrystalle zeigen dann ein orthogonales Kreuz, dessen Arme mit den Schwingungsrichtungen beider Nikols zusammenfallen, im Polarisationsmikroskop.

Je kleiner das Molekulargewicht der Kohlehydrate wird und je leichter sie in kaltem Wasser löslich werden, je schwieriger ist es, aus reiner Substanz Sphärokrystalle mit nicht mehr sichtbaren Kryställchen zu erhalten. So z. B. kann man aus alkoholischer Lösung von Maltose wohl sehr leicht kugelförmige Krystallgruppen, welche aus tafelförmig oder nadelförmig ausgebildeten Krystallen bestehen, erhalten, schwierig aber Sphärokrystalle.

Das Vorkommen der besprochenen Uebergänge zwischen den aus deutlichen Einzelkrystallen bestehenden, kugelförmigen, centrischen Krystallgruppen und den auch bei stärkster Vergrösserung keine Einzelkrystalle mehr zeigenden Sphärokrystalle, giebt uns das Recht, auch die homogensten Sphärokrystalle als sehr zartkrystallige, kugelförmige, centrische Krystallgruppen aufzufassen.

Die typischen Sphärokrystalle bestehen nur aus sehr dünnen, langgestreckten, nadelförmig oder faserförmig ausgebildeten Krystallindividuen, die wir kurz als Trichite bezeichnen können.

Eine allgemeine Eigenschaft der aus Trichiten bestehenden Sphärokrystalle scheint es zu sein, dass dieselben aus zu einzelnen Büscheln vereinigten Trichiten aufgebaut sind, dass sie nicht aus parallel gestellten, einzeln vom Centrum ausstrahlenden Trichiten bestehen. Züchtet man sich Sphärite von Amylodextrin in alkoholischer Lösung und zerbricht sie dann, so kann man diese Struktur in den Bruchstücken sehen, und bei grossen, in Gummilösung gewachsenen Sphäriten des Inulins trat unter Umständen die Verzweigung der Trichite äusserst deutlich hervor. Wie ein Sphärokrystall gebaut ist, kann man auch gut an grossen Sphärokrystallen des Eisenchlorids erkennen. Man erhält diese Sphärokrystalle leicht, wenn man 50 g Ferrum sesquichloratum cryst. der Drogisten mit ganz wenig Wasser in einem Kolben mit flachem Boden schmilzt, den Kolben zustöpselt und die Mutterlauge einen Tag ruhig stehen lässt. Bald bilden sich auf der Oberfläche der Flüssigkeit Krystallisationscentren von Sphärokrystallen; diese Sphärokrystalle wachsen, senken sich immer tiefer in die Flüssigkeit und werden mehr und mehr vollständig kugelförmig. Leicht erhält man so Kugeln von 3 cm Durchmesser. Zugleich entstehen an den Wänden halbkugelige Sphärokrystalle, und wenn man die Flüssigkeit in dünner Schicht ausbreitet, so erhält man auch Scheiben, gleichsam Kugelquerschnitte, welche für die Beobachtung der Struktur von besonderem Vorteile sind. Die an ebener Glasfläche hingewachsenen Einzelkrystalle bilden nicht etwa gleichmässig radial gestellte, sondern mehr oder weniger büschelige, teilweise durch-

Digitized by Google

einander laufende Linien (Fig. W, Taf. 8), wenn auch die grösste Anzahl der gestreckten Einzelkrystalle fast annähernd radial stehen.

Entstanden die Kugeln etwas vom Rande des Glases entfernt und wuchsen die Krystalle, bis sie das Glas berührten, so dass man gleichsam einen Tangentialschnitt der Kugel vor sich hat, so sieht man, dass die Masse aus lauter Büscheln von Krystallen aufgebaut ist. Es handelt sich also anscheinend um das Emporwachsen verschiedener büschelig verzweigter Systeme von Krystallen (Fig. X, Taf. 8).

Verfolgt man das Wachstum eines solchen Sphäriten unter dem Mikroskope, so sieht man, dass derselbe mit einem Einzelkrystall beginnt, der eine sechseckige Tafel vorstellt. Aus diesen wachsen neue Tafeln anscheinend in Zwillingstellung hervor, welche die erste Tafel durchkreuzen, aus diesen ähnlich gestaltete tertiäre, so dass bald ein kleines, fast kugeliges Aggregat aus tafelförmigen Krystallen entsteht. Büschelige Aggregate von mehr und mehr gestreckteren Krystallen wachsen dann weiter und fortgesetzt daraus hervor und durcheinander.

Aehnlich mögen viele aus typischen Trichiten bestehende Sphärokrystalle entstehen.

Lehmann (I, S. 379) fasst die meisten der aus Trichiten bestehenden Sphärokrystalle als verzweigte Krystalle auf. Er sagt: „Geht diese Verzweigung sehr weit, so entstehen schliesslich ebenfalls centralfaserige Aggregate, in deren Mittelpunkt sich der ursprünglich einheitliche Krystall befindet und deren äussere Form um so mehr von der des ursprünglichen Krystalls abweicht und sich der Kugelform nähert, je mehr die Verzweigung fortgeschritten ist."

Als Ursache der Verzweigung der Trichite sieht Lehmann das Vorhandensein innerer Spannungen in den Trichiten an, welche bewirken, dass der Krystall da und dort an seiner Oberfläche aufreisst, wodurch eine Diskontinuität entsteht, die beim Weiterwachsen nicht mehr ausgeglichen werden kann.

„War vor dem Bruche an der betreffenden Stelle eine stetig gekrümmte Fläche vorhanden, so findet sich nach demselben dort ein, wenn auch nur sehr stumpfer, ein- oder ausspringender Winkel, der beim Weiterwachsen zu noch stärkeren Spannungen und Knickungen Anlass giebt, bis schliesslich die Störung zu gross und eine Ueberbrückung der Diskontinuität unmöglich wird. Die Bruchränder wachsen dann selbständig weiter, und so bilden sich Abzweigungen von dem Krystall, die der Hauptmasse des Krystalls nicht mehr genau parallel orientiert sind. Ebenso können sich nun von den Zweigen weitere Zweige ablösen, es entstehen pinsel- und fächerartige Bildungen und zwar, da entgegengesetzte Richtungen, abgesehen von hemimorphen Krystallen, immer gleichwertig sind, meist Doppelpinsel oder Fächer, die mit ihren Stielen in entgegengesetzter Richtung verbunden sind. Schliesslich entstehen zwei durch einen kurzen Stiel verbundene Halbkugeln und zuletzt, wenn der Stiel ganz verschwindet und die Zweige sich ganz dicht zusammenlegen, Vollkugeln mit centralfaseriger Struktur, deren Oberfläche aber niemals völlig glatt, sondern stets mit mikroskopischen Rauhigkeiten besetzt ist, den vorragenden Enden der einzelnen Krystallzweige, an welchen sich noch, wenn auch ungemein klein, ebene Facetten, die Flächen des normalen Krystalls, vorfinden."

Ob die grössere Zahl der Sphärokrystalle so entsteht, wie es hiernach

Digitized by Google

LEHMANN annimmt, ist mir fraglich. Es wäre auch möglich, dass in zahlreichen Fällen eine Verzweigung der Trichiten durch Aufwachsen von Krystallen in Zwillingsstellung, oder dass ein der Skelettbildung gleicher Prozess die Ursache der Entstehung der Sphärokrystalle wäre. In allen Fällen handelt es sich jedoch bei der Sphärokrystallbildung um die Entstehung eines von einem Centrum ausgehenden, zusammenhängenden, schliesslich ästig verzweigten Systems von Trichiten.

Eine sehr häufig bei den typischen Sphärokrystallen vorkommende Erscheinung ist die der konzentrischen Schichtung; sie findet sich bei Sphärokrystallen des Mineralreiches, lässt sich an vielen künstlichen Sphärokrystallen anorganischer Salze beobachten und ist auch für die Sphärokrystalle der Kohlehydrate längst bekannt, bei denen sie sowohl bei scheinbar strukturlosen als grob radialfaserigen Individuen auftreten kann. Genau ist die Schichtung der Sphärokrystalle des Inulins z. B. durch LEITGEB untersucht worden. LEITGEB fand, dass die Schichten seiner auf dem Deckglase gewachsenen Inulinsphärite durch Abwechselung konzentrischer Lagen von amorpher Substanz und Inulin-Trichiten entstanden. Unmöglich ist es nicht, dass sich die Sache annähernd so verhielt, wie es LEITGEB darstellt, doch ist es mir unwahrscheinlich. Es handelte sich auch bei LEITGEB's Inulinsphärokrystallen wahrscheinlich um Aufeinanderfolge von Lagen deutlicher, radial angeordneter Trichite und sehr klein krystallisierter, nicht gut radial geordneter, vielleicht in irgend einer zähen Flüssigkeit eingebetteter Trichite.

Bei etwas grobfaserigen, geschichteten Sphäriten von Amylodextrin habe ich deutlich gesehen, dass die Schichtung dadurch zustande kam, dass Lagen verschiedener krystallinischer Struktur miteinander abwechselten, Ein Stück der Querschnittfläche eines solchen Sphäriten habe ich in Fig. Y, Taf. 8, skizziert.

Diese Sphärite des Amylodextrins bestanden also aus einem radialtrichitischen Kern, welchen Kugelschalen aus Trichitbüscheln umhüllten. Die verschiedenen Kugelschalen unterschieden sich 1) durch die verschiedene Dicke der Trichite; 2) durch die verschiedene Länge der Trichite; 3) durch die dichtere oder lockerere Anordnung der Trichite; 4) durch die reichere oder weniger reiche Verzweigung der Trichitenbüschel.

Bei der Beschreibung eines normalen, nur aus einem Stoffe bestehenden, geschichteten Sphärokrystalls werden wir zweckmässig folgende Momente hervorheben können:

1) die Schichten können feintrichitisch und grobporös (Fig. 1 *b*),
2) feintrichitisch und feinporös (Fig. 1 *d*),
3) grobtrichitisch und grobporös (Fig. 1 *c*),
4) grobtrichitisch und feinporös (Fig. 1 *a*),
5) sie können verschieden dick sein.

Die beschriebene Struktur der Sphärokrystalle bedingt eine

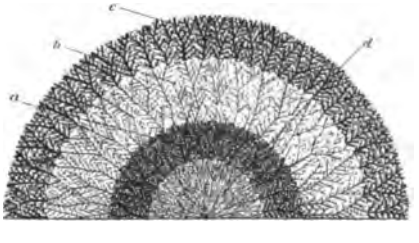


Fig. 1. Schema der Verzweigung der Trichite eines geschichteten Sphärokrystalles. Das ganze bildet ein System von baumartig verzweigten Trichiten, deren Aeste in den verschiedenen Schichten verschieden dick sind. Der Deutlichkeit wegen sind die Aeste stark spreizend gezeichnet.

Digitized by Google

Reihe von Eigenschaften der Sphärokrystalle, von denen wir die für uns wichtigsten hervorheben wollen.

1) Die Sphärokrystalle sind stets porös. Die Porosität der Sphärokrystalle der Kohlehydrate, z. B. des Inulins und des Amylodextrins, bedingt es, dass diese Sphärokrystalle Mutterlauge in sich einschliessen und von dieser, resp. vom Wasser, schon von vornherein durchtränkt sind. Lässt man Sphärokrystalle von in kaltem Wasser schwer löslichen Kohlehydraten, z. B. feintrichitische, kugelförmige Sphärokrystalle des Inulins oder Amylodextrins, auf dem Objektträger bei gewöhnlicher Temperatur trocken werden, so wird ihr Durchmesser kleiner. Der Durchmesser eines fast homogen (wie ein Stärkekorn) erscheinenden Sphärokrystalles des Inulins vermindert sich um 10—12 Proz. Amylodextrinscheibchen verringerten ihren Radius beim Eintrocknen um 20 Proz., bei einem Versuche, welchen Walter Nägeli (I, S. 16) anstellte.

Inulinsphärokrystalle halten das Wasser sehr energisch in den Poren zurück. Lufttrockenes Inulin enthält noch 10—11 Proz. Wasser. Ebenso gaben die Amylodextrinsphärokrystalle das Wasser nur sehr schwierig vollkommen ab. Lufttrockene Sphärokrysalle des rohen Amylodextrins verloren bei 100° noch 13 Proz. Wasser.

Sphärokrystalle lassen sich mit Farbstofflösungen durchtränken (Leitgeb I, S. 351) und speichern die Farbstoffe unter Umständen auf.

Ausgetrocknete Sphärokrystalle der Kohlehydrate vergrössern ihren Durchmesser, wenn man sie mit Wasser befeuchtet. Es ist ja bekannt, dass Wasser in viele festgefügte poröse Körper mit grosser Gewalt einströmt; so z. B. fand Jamin (Comptes rendus, 1860, p. 311), dass Wasser in einen porösen Gipswürfel mit einem Drucke von mehreren Atmosphären einströmt. Bei den höchst feinporösen, anscheinend strukturlosen Sphärokrystallen wird dieser Druck ein bedeutender sein. Wahrscheinlich wird sich auch eine Verdichtung und Erwärmung des Wassers nachweisen lassen, welches in trockene, feintrichitische Sphärokrystalle eindringt (vergl. dazu Quincke, Pflüger's Archiv d. ges. Physiologie, III. Bd., S. 332). Die durch Porensaugung zustande kommende Quellung der Sphärokrystalle wollen wir als Porenquellung bezeichnen.

2) Die Trichite der Sphärokrystalle sind in der Richtung der Radien am leichtesten von einander trennbar, so dass die Sphärokrystalle scheinbar in der Richtung der Radien am leichtesten spaltbar erscheinen. Infolge dieses geringen Zusammenhangs des Trichitensystems in tangentialer Richtung bewirkt jede Spannung, welche durch Porenquellung, Austrocknen oder Druck entsteht, die Entstehung annähernd radial verlaufender Spalten oder Risse im Sphärokrystall, welche entweder vom Centrum oder von der Peripherie ausgehen.

Zerdrückt man einen aus verdünntem Alkohol erhaltenen Sphärokrystall des Amylodextrins, der keine Einzelkrystalle erkennen lässt, nur etwas radialfaserig erscheint, unter Alkohol oder Wasser, so zerfällt er in radial gestreifte Kugelsegmente. Ebenso verhalten sich homogen erscheinende Sphärokrystalle des Inulins, wenn man sie mit Alkohol vorsichtig zerdrückt.

Durchtränkt man Sphärokrystalle von Amylodextrin mit wasserfreiem Glycerin und legt sie dann in Wasser, so entstehen zahlreiche radial verlaufende

Digitized by Google

Risse in dem Sphärokrystall, weil das Glycerin Wasser mit grosser Energie aufnimmt und Sprengung der Sphärokrystalle bewirkt.

3) a) Sphärokrystalle deren Trichite dem regulären System angehören, bleiben zwischen gekreuzten Nicols vollständig dunkel.

b) Sphärokrystalle, deren Trichite dem quadratischen, hexagonalen und rhombischen Systeme angehören, zeigen zwischen gekreuzten Nicols ein orthogonales, schwarzes Kreuz, dessen Arme mit den Schwingungsrichtungen der Nicols zusammenfallen.

c) Die gleichen Erscheinungen wie die letzteren Krystalle (b) zeigen Sphärokrystalle aus Substanzen, welche dem monoklinen System angehören, wenn deren Trichite so ausgebildet sind, dass ihre Längsachse mit der Symmetrieebene des monoklinen Systems zusammenfallen; in allen anderen Fällen müssen sie zwischen den Nicols ein Kreuz zeigen, dessen Arme mehr oder weniger schräg zu den Schwingungsrichtungen der Nicols liegen.

d) Sphärokrystalle, deren Trichite dem triklinen System angehören, müssen stets ein orthogonales, schwarzes Kreuz liefern, dessen Arme mehr oder weniger schräg zur Schwingungsrichtung der Nicols liegen.

Zur Orientierung über diese optische Erscheinung will ich die Auseinandersetzung hier wiedergeben, welche Rosenbusch in seiner Mikroskopischen Physiographie der Mineralien (I a, S. 66) macht.

Er sagt: „Betrachtet man ein kugeliges Aggregat einer amorphen Substanz, welches aus konzentrischen Schalen aufgebaut ist, deren jede aussenliegende infolge des Eintrocknens oder der Abkühlung auf jede innenliegende einen Druck ausübt, so wird die Dichte mit Annäherung an das Kugelcentrum zunehmen. Man kann alsdann jede Kugel als aus lauter radialen Cylindern bestehend betrachten, bei denen die Elasticität in der Cylinderachse grösser ist als senkrecht zu dieser, d. h. als ein radialstrahliges Aggregat aus optisch einachsigen, negativen Krystallen. Führt man durch eine solche Kugel, oder auch durch eine Kugel aus rhombischen Krystallen einen centrischen Schnitt, dann wird ein solcher zwischen gekreuzten Nicols in parallelpolarisiertem Lichte in vier helle Quadranten zerfallen, welche von einem dunklen Kreuz getrennt werden, dessen Arme senkrecht zu einander und parallel den Nicolhauptschnitten liegen. Die Erscheinung ist dadurch bedingt, dass eine Zerlegung des vom Polarisator kommenden Lichtes nicht stattfindet in denjenigen Individuen, deren Hauptschnitt (hier parallel der Prismenachse) parallel oder senkrecht zu demjenigen des Polarisators steht, dass also das durch diese hindurchgegangene Licht im Analysator durch Totalreflexion ausgelöscht wird. Dreht man einen solchen Schnitt durch ein kugeliges Aggregat nach einem grössten Kreise in seiner Ebene, so werden bei jeder Stellung Individuen so liegen, dass ihre Hauptschnitte die angegebene Lage haben, und bei jeder Stellung wird demnach das dunkle Kreuz an derselben Stelle stehen, es bewegt sich also scheinbar mit der gleichen Winkelgeschwindigkeit in umgekehrter Richtung von der-

Digitized by Google

jenigen, in welcher man den Schnitt dreht. — Die Zellenquadranten sind durch die Zerlegung des vom Polarisator kommenden Lichtes in denjenigen Individuen bedingt, deren Hauptschnitte schief gegen denjenigen des Polarisators liegen. Die Farbe dieser Quadranten ist abhängig von der Grösse des Unterschiedes der Elasticität parallel und senkrecht zur Prismenachse der einzelnen Individuen, und die Helligkeit wechselt mit dem Neigungswinkel der Hauptschnitte in den Individuen gegen den Polarisator. Sie erreicht ihr Maximum, wenn dieser Winkel 45° beträgt, und nimmt nach beiden Seiten allmählich ab bis zur vollkommenen Auslöschung für die Werte 0° und 90° dieses Winkels. Es gehen daher die dunklen Kreuze allmählich in die hellen Quadranten über. Besteht die Kugel aus amorpher Substanz und ist ihre Doppelbrechung also eine Folge centripetaler Verdichtung, so wird die Farbe in den Quadranten mit der Entfernung vom Centrum abnehmen, was bei einem eigentlichen Sphärokrystall nicht der Fall sein wird*). Dreht man den Analysator aus der Kreuzstellung gegen den Polarisator bis zum Parallelismus mit diesem, so öffnet sich das dunkle Kreuz allmählich, bis an dessen Stelle ein weisses Kreuz liegt, während die hellen, farbigen Quadranten nun in der Komplementärfarbe erscheinen. — Nicht genau centrische Schnitte durch derartige kugelige Aggregate werden dieselben Erscheinungen in weniger präciser Form zeigen."

Um möglichst kurz sein zu können und doch ein Vergleichungsobjekt für die Stärkekörner zu bieten, will ich hier kurz diejenigen für uns wichtigen optischen Erscheinungen schildern, welche Sphärokrystalle des Amylodextrins zeigten, die ich aus alkoholischer Lösung erhalten hatte.

Dieselben hatten ungefähr die Grösse grosser Maisstärkekörner, waren völlig kugelförmig, erschienen fast homogen, waren auf der Fläche kaum erkennbar punktiert, von den hervortretenden Faserbüscheln, besassen aber einen deutlich radialfaserigen Bruch und waren ungeschichtet.

Richtet man das Polarisationsmikroskop jetzt so ein, dass die Nicols vorn hinten und rechts links gekreuzt stehen und dass der Hauptschnitt des Polarisators von vorn nach hinten läuft und bringt man dann einen Amylodextrinsphärokrystall dieser Art in das Sehfeld, so erkennt man in demselben ein schwarzes Kreuz von der in Fig. Z, Taf. 8, dargestellten Lage und Form. In dem Bilde bedeutet *H* die Lage des Hauptschnittes des Polarisators.

Erwärmte ich diese Sphärokrystalle mit möglichst wasserfreiem Glycerin gelinde auf dem Objektträger, so dass eine schwache innere Lösung derselben Platz griff, so sah ich jetzt, dass diese Sphärokrystalle aus sehr verschieden feinen Trichiten bestanden und teilweise ungeschichtet, teilweise selbst so kompliziert geschichtet waren, wie ich es für das Doppelkorn (Fig. a, Taf. 8) dargestellt habe. Die dicksten und längsten Trichite hatten bei 900facher Vergrösserung die Form und Grösse, wie sie in Fig. b, Taf. 8, dargestellt sind, andere waren so dünn, dass sie kaum sichtbar waren, und oft sehr kurz. Alle Trichite standen annähernd senkrecht auf der Kugeloberfläche und bildeten sehr schlanke Büschel. Dass Büschel vorhanden waren, ging aus der Oberflächenansicht von aussen durch das Glycerin schwach angeätzter Sphärokrystalle hervor. Man sah dort ähnliche Zeichnungen wie bei Eisenchloridsphärokrystallen.

*) Vorausgesetzt, dass sich die Spannungen in der amorphen Kugel so verhalten, wie es Rosenbusch annimmt. Meyer.

Digitized by Google

Isoliert man diese Trichite und untersucht man ihre optischen Eigenschaften, so findet man, dass die Trichite gerade auslöschen und dass ihre kleinere optische Elasticitätsachse in die Längsrichtung fällt. Sie sind ziemlich schwach doppelbrechend.

Den optischen Eigenschaften dieser Trichite entsprechend verhält sich auch der Sphärokrystall, wenn man ein Gipsplättchen, welches Rot I. Ordnung liefert, so einschaltet, dass dessen grösste optische Elasticitätsachse (Fig. 2, o) von links oben nach rechts unten läuft*).

Die Verteilung der Farben ist dann die in Fig. 2 angegebene.

Ganz dieselbe Erscheinung zeigen auch kugelförmige Sphärokrystalle des Inulins und, wie ich voraus bemerken will, die kugelförmigen Stärkekörner.

4) Da die Sphärokrystalle porös sind und die Trichite oft äusserst zart, so werden alle Reaktionen, welche zwischen einer Flüssigkeit und festen Körpern eintreten können, gerade bei den Sphärokrystallen schnell zu einer Pseudomorphose der Trichite in eine neue Verbindung führen können, wenn man Reagentien einwirken lässt. Amylodextrinsphärokrystalle z. B., welche aus sehr feinen Trichiten bestehen, färben sich in Jodlösung intensiv braun. Es geschieht dieses nicht nur durch die in ihnen entstehende Lösung von Jodamylodextrin, sondern es färben sich die noch ungelösten Trichite selbst schwach, aber deutlich braunrot und zwar um so schneller, je dünner sie sind.

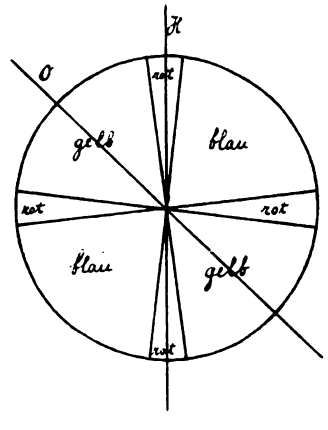


Fig. 2. Schema der Erscheinung, welche ein Sphärokrystall des Amylodextrins zwischen den Nicols, bei Einschaltung eines Gipsblättchens zeigt, welches Rot erster Ordnung liefert.

Nachdem wir so die Eigenschaften der Sphärokrystalle kennen gelernt haben, wird es für unsere Fragen vorteilhaft sein, einige Bemerkungen über das Wachstum der Sphärokrystalle zu sagen.

Für die Entstehung der Sphärokrystalle im allgemeinen sind alle Faktoren von Bedeutung, welche die Entstehung von Trichiten begünstigen.

Erfahrungsgemäss wird die Trichitenbildung begünstigt:

1) durch die Natur der Substanz, wenn diese dahin führt, dass deren Krystalle an und für sich leicht einen nadelförmigen Habitus annehmen (LEHMANN I, S. 359);

2) durch relativ schnelles Wachstum der Krystalle;

3) durch relativ langsame Diffusion der krystallisierenden Substanz in der Mutterlauge, also langsamen Ausgleich der durch das Wachstum der Krystalle erzeugten Konzentrationsänderung in der Nähe des wachsenden Krystalles, in der übersättigten Lösung;

4) durch Vermeidung von Strömungen in der Mutterlauge.

*) Die dem Beobachter zugewendete Seite des Mikroskopes ist als vorn befindlich bezeichnet.

Digitized by Google

Wie es kommt, dass diese Faktoren auf die Trichitenbildung von Einfluss sein müssen, geht aus der folgenden Darstellung des Wachstums des Krystalles (LEHMANN Ia, S. 336, siehe auch II, S. 471) hervor, die er zum Zwecke der Erklärung des Zustandekommens der Skelette giebt.

„Ein Krystall, in eine gerade gesättigte Lösung einer Substanz gebracht, kann nicht weiter wachsen, denn sonst würde die Lösung wieder verdünnt, und der Zuwachs aufs neue entfernt. Notwendig zur Krystallbildung ist also zunächst, dass eine, wenn auch noch so geringe, Uebersättigung vorhanden sei. Denken wir uns nun in einem Punkte einer solchen übersättigten Lösung einen Krystall entstehend, so wird zweierlei eintreten: durch das Wachstum des Krystalls wird die Konzentration in der Nähe gestört und zwar verringert, durch die Diffusion der Substanz in der Lösung wieder hergestellt, vergrössert. Die Konzentration in der Nähe des Krystalles ist also abhängig 1) von der Schnelligkeit des Wachstums, 2) von der Stärke des Diffusionsstromes*). Je grösser erstere im Verhältnis zur letzteren, um so beträchtlicher wird auch die Störung der Konzentration ausfallen. Welcher Art diese Störung ist, lässt sich nun leicht folgendermassen erkennen. Nehmen wir zunächst den idealen Fall, in welchem der Krystall nur substanzentziehend wirkt, ohne sich gleichzeitig zu vergrössern, und die Diffusion das Entzogene immer wieder ersetzt, dann ist offenbar die Krystalloberfläche eine Niveaufläche, denn längs ihr herrscht die Konzentration der Sättigung. Eine Kugel, in einiger Entfernung von dieser um den Mittelpunkt des Krystalls beschrieben, ist ebenfalls eine Niveaufläche, denn auf ihr ist die Konzentration nicht mehr merklich verschieden von der der Flüssigkeit fern vom Krystall. Offenbar müssen, da sich ja die Konzentration stetig ändert, auch die zwischen beiden liegenden Niveauflächen stetig sich ändern, also Uebergangsformen zwischen der Form des Krystalles und der Kugel sein, und, was namentlich wichtig ist, an den Stellen stärkster Zuschärfung müssen sie sich am dichtesten drängen, dort ist also das stärkste Gefälle der Konzentration, mithin der stärkste Diffusionsstrom und infolgedessen das intensivste Wachstumsbestreben.

Gehen wir nun von diesem idealen Falle über zu dem wirklich stattfindenden. Wir werden jedenfalls der Wirklichkeit sehr nahe kommen, wenn wir die näheren Umstände der Krystallisation im idealen Falle in sehr kurzen Intervallen in folgender Weise geändert denken. Nachdem der Krystall unter den gegebenen Umständen des ersten Intervalls gewachsen, werde nun plötzlich sein Volum um das des Aufgenommenen vergrößert und zwar an jeder Stelle entsprechend der Menge der daselbst angelagerten Substanz. Ferner werde der Salzgehalt der Lösung um so viel vermindert, als die Diffusion in Wirklichkeit geliefert hatte. Unter diesen geänderten Umständen wachse der Krystall nun bis zum Ende des zweiten Intervalls; alsdann werde wieder seine Gestalt und die Konzentration der Lösung in derselben Weise wie zu Ende des ersten Zeitabschnittes geändert u. s. f. Es ist dann klar, dass der Krystall am intensivsten wachsen muss nach den Stellen stärkster Zuschärfung und zwar mit beschleunigter Geschwindigkeit, da

*) Ich bemerke dazu, dass dabei von den Flüssigkeitsströmungen abgesehen ist, die ich oben auch als wichtigen Faktor angeführt habe.

Digitized by Google

ja durch das Wachstum die Zuschärfung der Ecken immer mehr zunimmt."

Nach der gegebenen Auseinandersetzung wird man leicht verstehen, wie die vorher aufgezählten 4 Punkte die Bildung der Trichite begünstigen müssen.

In Uebereinstimmung damit sehen wir, dass die Sphärokrystalle vorzüglich leicht aus Kohlehydraten und verwandten Körpern (Mannit) gezüchtet werden können, welche leicht in Nadeln krystallisieren, dass sie vorzüglich leicht aus schwerlöslichen, leicht übersättigte Lösungen bildenden Kohlehydraten (Inulin, Amylodextrin) entstehen und besonders schön zu erhalten sind, wenn man den Lösungen dieser Stoffe schleimige oder zähflüssige Substanzen zusetzt, wie Gummilösung oder Dextrinlösung oder Eiweiss oder Stärkekleister, oder wenn sie in zähflüssigen Mutterlaugen vorkommen.

Ich habe schon auseinandergesetzt, dass man das Wachstum der Sphärite des Eisenchlorids leicht mit blossen Augen beobachten kann. Ich habe für Lupenuntersuchung das mit wenig Wasser auf dem Dampfbade geschmolzene Eisenchlorid in einer 5 mm dicken Schicht in Schalen mit flachem Boden gegossen, die mit einem Deckel fest zugedeckt wurden. Beim Hinstellen bildeten sich mehr oder weniger zahlreiche Sphärokrystalle, deren Wachstum Schritt für Schritt verfolgt werden konnte. Früher hatte ich (XIII, S. 332) ähnliche Versuche mit einer aus Lactosin erhaltenen Zuckerart gemacht. Weitere Studien habe ich mit Inulin angestellt, an dessen Sphärokrystallen auch LEITGEB das Wachstum unter dem Mikroskop beobachtet, und an denen er die Unrichtigkeit der Anschauungen HANSENS (siehe HANSEN I, MEYER XIII und XIV, und LEITGEB I, S. 354) nachwies. Auch Amylodextrin, Mannit, Rafinose, Gentianose habe ich benutzt.

Bei Inulin und Amylodextrin gelingt es häufig, schöne kugelförmige Sphärite durch Lösen der Körper in etwas Wasser, auf dem Deckglase, Umdrehen des Deckglases und Auflegen desselben auf einen Glasrahmen zu erhalten und wachsen zu sehen. Dieselben entstehen noch besser in mit Gummi versetzten Lösungen. Einen ebenso guten Einblick in das Sphärokrystallwachstum erhält man, wenn man nur halbe Sphärokrystalle beobachtet, wie sie in dünneren Schichten der Lösungen auf dem Objektträger oder dem Deckglase entstehen, und ist die Betrachtung der „scheibenförmigen Sphärokrystalle", welche in ganz dünnen Flüssigkeitsschichten, parallel der Fläche des Objektträgers sich ausbilden, oft noch belehrender.

Eine eigentümliche Erscheinung, welche man beim Wachstum der Sphärokrystalle verfolgen kann, ist es, dass die Mehrzahl aller längeren Trichite annähernd radial gestellt ist. In vielen Fällen, z. B. beim Mannit, ist diese Erscheinung besonders begünstigt durch die Art der Verzweigung der Trichitenbüschel, die so stattfindet, dass die Zweige einen sehr spitzen Winkel mit dem Haupttrichite bilden. Es lässt sich aber diese Thatsache auch für andere Fälle leicht dadurch verstehen, dass die radial gestellten Trichite besser ernährt werden als die von dieser Richtung abweichenden Zweige, da ja zwischen den Trichiten eine relativ geringe Konzentration der Mutterlauge, dicht vor der Peripherie des Sphärokrystalles eine hohe Konzentration herrschen muss. Da nun die Spitze der Trichite, welche die radiale Richtung einschlägt, schneller die Region höchster Konzentration erreicht, als ein Trichit, welcher von dieser

Digitized by Google

Richtung abweichend wächst, so muss der radial gestellte Trichit im Wachstum vorauseilen, der nicht radial gestellte in seinem Wachstum bald unterdrückt werden.

Wachsen zwei Sphärokrystalle in einer grösseren Menge von Mutterlauge so nahe bei einander, dass sie sich schliesslich an einer Stelle berühren müssen, so sieht man die Berührungsfläche meist annähernd eine Ebene werden, welche senkrecht zu der die beiden Centren der Sphärokrystalle verbindenden Linie liegt.

Verfolgt man das Wachstum von zwei solchen Sphärokrystallen bei Eisenchlorid, Inulin, Mannit oder Amylodextrin, so sieht man, wie die Trichite beider Sphärokrystalle aufeinander zu wachsen, dann, wenn sie sich gegenseitig nähern, die Wachstumsgeschwindigkeit etwas nachlassen und plötzlich aufhören, so dass alle Spitzen an einer Ebene (Fig. 3) endigen; sind die Trichite locker gestellt, so wachsen sie auch noch ein wenig zwischen einander hinein. Es bleibt also die Verwachsungsebene in den meisten Fällen eine Ebene leichtester Trennbarkeit. Der Winkel (*b* und *a*) zwischen den Sphäriten, also die Ringfurche verflacht sich bei den Sphäriten nicht, sondern wird eher spitzer, da ja in dieser Furche nie eine höhere Konzentration herrschen kann als an der übrigen Fläche des Sphärokrystalls. So findet auch ein vollkommenes Verwachsen der Sphärokrystalle nur selten und meist nur dann statt, wenn Schichtenbildung erfolgt, vorzüglich wenn die Flüssigkeit bewegt wird. Ich habe jedoch bei halbkugligen Eisenchlorid - Sphärokrystallen einige Fälle gesehen, wo sich der Trennungsspalt durch Durcheinanderwachsen der Trichite schloss. Wie aus der Skizze in natürlicher Grösse, Fig. c, Taf. 8, eines solchen Falles hervorgeht, lagen hier die beiden Sphärite gleich anfangs sehr nahe und die benachbarten, kräftigen, langen Trichite, welche später entstanden, liefen bald parallel nebeneinander und glichen ihre Richtungsdifferenz aus. Es hängt also die Schliessung der Verwachsungsebene von verschiedenen Verhältnissen, vorzüglich von der Aenderung in der Dicke und Grösse der Trichite ab.

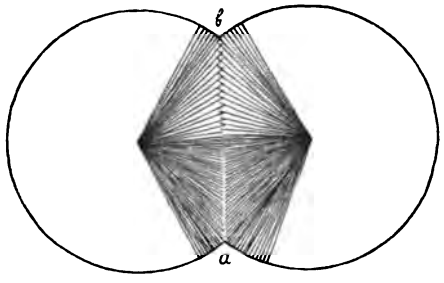


Fig. 3. Zwei sich im Wachstum hindernde Sphärokrystalle. Schema nach scheibenförmigen Sphärokrystallen des Mannits gezeichnet.

Die Schichtung der Sphärokrystalle einer reinen Substanz beruht, wie wir gesehen haben, auf Verschiedenheit der Form und der Zahl der Trichite, event. auch auf verschiedener Anordnung derselben. Bei Anwendung einer reinen Lösung einer Substanz, welche in relativ grossen Trichiten krystallisiert, erhält man unter Umständen grosse, vollkommen ungeschichtete Sphärokrystalle. Es lassen sich aber in jedem wachsenden Sphärokrystall einer reinen Substanz Schichten erzeugen, wenn man den Grad der Sättigung der Mutterlauge periodisch ändert. Ich habe schon 1881 (V, S. 843) und 1884 (XIII, S. 334) Versuche beschrieben, welche diese Thatsache illustrieren sollten. Neuerdings habe ich die mehrmals erwähnte Eisenchloridlösung, welche in flachen Schalen stand, einfach

Digitized by Google

umgeschwenkt, sobald Sphärokrystalle darin bis zu einer gewissen Grösse herangewachsen waren. Nach jedem Umschwenken begann eine etwas andere Art des Wachstums der Trichite, und damit trat eine Schicht in die Erscheinung. Enthalten die Lösungen mehrere Stoffe, so wird die Lösung empfindlicher; es können dann schon geringe Aenderungen der Temperatur, schwache Erschütterungen der Flüssigkeit, schnellere Verdampfung der Mutterlauge etc. die Veranlassung zu Schichtenbildung werden. Es kann auch in diesem Falle Ausscheidung zäher Lösungen zwischen die Trichite stattfinden, so dass scheinbar amorphe Schichten mit krystallinischen abwechseln. LEITGEB beschreibt (I, S. 288) in dieser Art gebaute Sphärokrystalle des Inulins.

Dass auch Schichtung bei vollkommenem Fehlen jeder durch äussere Ursache veranlassten Schwankung in dem Zustande der Mutterlauge durch den Wachstumsvorgang selbst entstehen könne, wie LEITGEB unter voller Anerkennung meiner Auffassung annimmt, halte ich für unwahrscheinlich.

Eine Folge davon, dass in einer Mutterlauge, in welcher zwei Sphärokrystalle dicht bei einander wachsen, die durch Zustandsänderungen der Mutterlauge veranlassten Schwankungen an den beiden Orten des Wachstums sehr ähnlich sind, ist es, dass zwei solcher Sphärite gleichsinnige Schichten erhalten.

Man kann diese Gleichsinnigkeit der Schichtung am besten an solchen Sphärokrystallen beobachten, welche aneinander gewachsen sind. Die „Gleichsinnigkeit" der Schichten ist allermeist eine vollkommene, wenn während der Krystallisation keine erheblichen Strömungen und Bewegungen in der Mutterlauge stattfanden. In Fig. a, Taf. 8 habe ich einen Sphärokrystall des Amylodextrins abgebildet, an welchem diese Gleichsinnigkeit in normaler Weise hervortritt.

Treten lokale Störungen um den einzelnen Sphärokrystall auf, so können vorzüglich sehr zarte Schichten hier und da nicht gleichsinnig werden.

Interessant sind Versuche, welche ich über das Verhalten zugeschnittener Sphärokrystalle beim Weiterwachsen gemacht habe. Ich habe grosse halbkugelförmige (halbierte) Sphärokrystalle des Eisenchlorids so beschnitten, dass ihre Grundfläche, welche anfangs ein Kreis (*a*, Fig. 4) war, den Umriss *b* erhielt und die Kugeloberfläche in ähnlicher Weise ringsum beschnitten war. Diese beschnittenen Sphärokrystalle habe ich dann in frisch hergestellte Mutterlauge gelegt und ganz ruhig stehen gelassen.

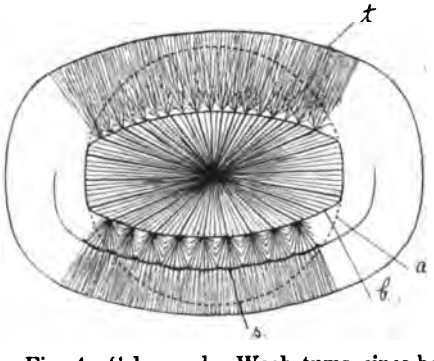


Fig. 4. Schema des Wachstums eines beschnittenen, anfangs halbkugelförmigen Sphärokrystalls.

Ich sah dann häufig zahlreiche kleine, halbkugelige Sphärokrystalle neu nebeneinander, wahrscheinlich durch weitere Verzweigung vorstehender Trichite, auf der beschnittenen Fläche entstehen, die anfangs flache Vorwölbungen zeigten. Diese wuchsen jedoch meist bald so weiter, dass ihre Trichite sich mehr und mehr parallel stellten. So resultiert schliesslich eine etwas wellige Oberfläche

Digitized by Google

und eine senkrechte Stellung der meisten Trichite auf der künstlichen Schnittfläche. In anderen Fällen stellten sich die Trichite, wahrscheinlich durch die Konkurrenz, welche sie sich gegenseitig machten, gezwungen, sehr bald senkrecht zur Schnittfläche, wie es in der Fig. 4 bei *t* schematisch dargestellt ist.

F. Die Stärkekörner sind Sphärokrystalle der Amylose und des Amylodextrins.

Im chemischen Teil dieser Abhandlung haben wir gesehen, dass sich am Aufbaue der Stärkekörner Amylose und Amylodextrin beteiligen können, erstere in Form von α-Amylose- und β-Amylosekrystallen. In diesem Teile der Abhandlung will ich nun zeigen, dass sich die Stärkekörner den Sphärokrystallen im allgemeinen, besonders aber den Sphärokrystallen des Amylodextrins so ähnlich verhalten, dass wir berechtigt sind, sie als Sphärokrystalle der Amylose, event. der Amylose und des Amylodextrins zu bezeichnen. Die Stärkekörner unterscheiden sich anscheinend durch die Quellbarkeit von den Sphärokrystallen, doch werden wir sehen, dass die Quellbarkeit nur durch eine uns schon bekannte Eigenschaft der Amylose bedingt ist. Die Frage, ob das Amylodextrin mit der Amylose in Mischkrystallen krystallisiert, oder ob die drei Arten von Trichiten durcheinander wachsen, will ich nicht weiter diskutieren. Es scheint so, als ob beide Verhältnisse und dazwischen liegende vorkämen. Erhält man doch auch z. B. aus gemischten Lösungen des grünen, oxalsaurem Eisenoxyd-Kali und des rötlichen, oxalsauren Kobaltoxyd-Kali Krystalle, welche in der einen Hälfte grün, in der anderen rot sind und dazwischen ganz allmähliche Uebergänge zwischen beiden Farben zeigen (LEHMANN I a, S. 422). Auch zwei der Amylose näher stehende Körper, Mannit und Rafinose, scheinen leicht Mischkrystalle zu bilden, wenn man Gummilösung mit beiden Substanzen sättigt und Sphärostalle erzieht. Kleine Unterschiede der Form und Schichtung, welche sich bei Vergleichung der gewöhnlichen, in grossen Mengen von Mutterlauge gewachsenen Sphärokrystalle und der Stärkekörner finden, erklären sich leicht aus der Form der Mutterlauge (der Chromatophoren), in welcher diese Sphärokrystalle der Amylose heranwachsen, und aus den periodischen Lösungsvorgängen, welchen sie ausgesetzt sind. Die letzteren, für jetzt unwichtigen Momente werden in den späteren biologischen Kapiteln genau erörtert. Nur die kugelförmigen, centrisch geschichteten Stärkekörner sind ohne weiteres den normal gewachsenen Sphärokrystallen völlig gleich.

Von den Eigenschaften, welche die Stärkekörner mit den Sphärokrystallen der anderen Kohlehydrate gemeinsam haben, betrachten wir zuerst die Porosität.

Die Stärkekörner sind porös wie Sphärokrystalle des Inulins und des Amylodextrins, deren Einzeltrichite nicht mehr erkennbar sind; sie kontrahieren sich wie diese bei Wasserentziehung und zeigen bei darauffolgender Wasserzufuhr Porenquellung. Bringt man ein mit Wasser durchtränktes Stärkekorn aus einer frisch durchschnittenen Kartoffel in chemisch reines, wasserfreies Glycerin, so entzieht das Glycerin dem Stärkekorn zuerst Wasser, so dass das Stärke-

Digitized by Google

korn kleiner wird. Die Stärkekörner kontrahieren sich in der Richtung des Schichtenradius weniger als in der Richtung der Tangente der Schichten und zeigen dabei eine Verkürzung des Querdurchmessers um 5—6 Proz.; zugleich nimmt die Deutlichkeit der Schichten ab, weil ja die Trichite sich alle stark einander nähern. Schon NÄGELI (V, S. 432) fand, dass Glycerin in luftrockene Stärkekörner eindringt; wir sehen es bald in das frische Korn einwandern. Die Wanderung ist meist leicht an dem verschiedenen Lichtbrechungsvermögen des Wassers und Glycerins zu erkennen. Wir sehen, wenn wir frische oder mit Wasser durchfeuchtete Stärkekörner in wasserfreies Glycerin legen, den Grenzstreifen, unbekümmert um die Schichtung, gleichmässig von aussen nach innen vorrücken (Fig. d, Taf. 8). Nach 10—16 Minuten ist das Wasser durch Glycerin ersetzt, die Stärkekörner sind wieder etwas grösser geworden, die Schichten treten wieder etwas deutlicher hervor, da jetzt das stark lichtbrechende Glycerin zwischen den Trichiten liegt, die es weiter auseinander drängt.

Um festzustellen, wie gross die Menge des die Poren erfüllenden Glycerins bei den verschiedenen Stärkesorten sei, wurden folgende Versuche angestellt.

Eine grössere Menge Weizenstärke wurde mit der 100fachen Menge chemisch reinen konzentrierten Glycerins übergossen und mehrere Monate stehen gelassen. Das Glycerin wurde hierauf sorgfältig abfliessen gelassen, die Stärke zwischen Fliesspapier $^1/_2$ Tag getrocknet und dann, um das überflüssige Glycerin besser absaugen zu können, auf einen unglasierten Porzellanteller gegeben und öfters lose verrieben. Die Stärke wurde hierauf eine Nacht über Schwefelsäure stehen gelassen, gewogen und in eine bei 100—105° getrocknete Papierpatrone gegeben.

Das Gewicht der Papierpatrone mit Stärke betrug	6,412
die Tara der Papierpatrone	3,989
demnach das Gewicht der Stärke mit Glycerin	2,423.

Die Papierpatrone mit Stärke wurde in einem Extraktionsapparate (nach SOXHLET) so lange mit Alkohol absolut. behandelt, bis alles Glycerin ausgezogen war, im Ganzen $1^1/_2$ Tage. Der Alkohol wurde in einem gut getrockneten und tarierten Wägegläschen im Trockenschrank bei 70—80° abgedunstet. Sobald der grössere Teil des Alkohols entfernt war, wurde noch im Trockenschrank 1 Stunde bei 100° erhitzt, dann im Exsiccator erkalten gelassen und hierauf das Wägegläschen gewogen.

Das Gewicht des gefundenen Glycerins war 0,933 g.

Die Papierpatrone wurde gleichfalls im Trockenschrank bei 100° getrocknet, im Exsiccator erkalten gelassen und dann gewogen.

Das Gewicht der gefundenen getrockneten Stärke betrug 1,495 g.

Demnach gefunden in der Weizenstärke 38,5 Proz. Glycerin.

Arrowroot-Stärke, in der gleichen Weise behandelt, ergab 50 Proz. Glycerin.

Kartoffelstärke, in der gleichen Weise behandelt, ergab 44,1 Proz. Glycerin.

Aus diesen Bestimmungen geht hervor, dass die Stärkekörner annähernd ebenso viel Glycerin zwischen ihre Trichite aufnehmen wie Wasser.

Aus diesen Bestimmungen geht ferner hervor, dass die Stärkekörner nicht alle gleichartig, dass alle aber sehr porös sind, und da wir die Poren mit den stärksten Linsen nicht oder kaum sehen

Digitized by Google

können, so müssen die Zwischenräume zwischen den Trichiten, wie die letzteren selbst, äusserst fein sein.

Ebenso kann man absoluten Alkohol in die Stärkekörner eindringen sehen, wenn man ganz feuchte, frische Stärkekörner in heissen absoluten Alkohol wirft und dann sofort mit diesem auf den Objektträger bringt. Umgekehrt wie beim Glycerin erscheint dann hier die Peripherie, die den Alkohol aufgenommen hat, schwächer lichtbrechend als das noch Wasser enthaltende Centrum.

Die Wassermengen, welche die Stärkekörner in ihre Poren aufnehmen können, entsprechen diesen für Glycerin gefundenen Zahlen. Nach PAYEN (Ann. d. sc. nat. Juill. 1838) enthielt nasse Kartoffelstärke, welche während 24—36 Stunden auf einer Gipsplatte in dünner Lage ausgebreitet lag, noch 45 Proz. Wasser.

Das Volumen des Wassers ist also etwas grösser als das des Glycerins, da das spez. Gewicht des Glycerins etwa 1,24 ist.

Lässt man die Stärkekörner an der Luft trocknen, so verlieren sie das Wasser wie die Sphärokrystalle anderer Kohlehydrate nicht vollkommen.

Nach SALOMON (I, S. 275) verlor lufttrockene Weizenstärke beim Trocknen bei 100° im Luftbade 19,6, Reisstärke 17,0, Kartoffelstärke 22,7 Proz. Im Luftbade verlieren die Stärkekörner erst bei 110° ihr Wasser völlig, zersetzen sich aber dabei schon leicht. Eine Kartoffelstärke des Handels, welche ALLHIN (I, S. 81) untersuchte, verlor 17 Proz. Wasser bei 110°, eine solche, welche MASCHKE (II) untersuchte, 18,1 Proz.

Es lässt sich das Wasser den Stärkekörnern weder durch Schwefelsäure noch durch Chlorkalcium bei gewöhnlicher Temperatur völlig entziehen. Dagegen geben reine Stärkekörner der Kartoffel das Wasser vollständig ab, wenn man sie über Kalk stellt, mit einen Glase bedeckt und durch Quecksilber einen dichten Verschluss herstellt. Konstanz trat unter diesen Umständen bei einem Versuche, den ich ausführte, jedoch erst nach 18 Monaten ein. Als die Stärkekörner dann bei 100° im Vakuum erhitzt wurden, gaben sie nichts mehr ab, ebensowenig veränderte sich das Gewicht, als ich die Stärke verkleisterte und dann wieder bei 100° im Vakuum trocknete. Bei 100° im Vakuum veränderte sich die Stärke nicht. Das verlorene Wasser ist sicher zum allergrössten Teile nur hygroskopisch festgehaltenes, nur äusserst kleine Mengen könnten als Hydratwasser vorhanden sein.

Die trockenen Stärkekörner nehmen 20 Proz. Wasser aus feuchter Luft sehr schnell wieder auf. NOSSIAN (Journal f. prakt. Chemie, 1883, S. 41) legte rohe Stärkeköner so lange in ein geschlossenes Gefäss über Wasser, bis sie keine Gewichtszunahme mehr zeigten. Er fand dann, als er wieder bei 100° trocknete, folgende Wassermengen in Prozenten: Reisstärke 10,8, Weizenstärke 18,9, Roggenstärke 19,3, Maisstärke 19,5, Buchweizenstärke 20,0, Kartoffelstärke 20,9, Eichelstärke 22,9. In Luft von 73 Proz. relativer Feuchtigkeit nahmen dieselben Stärkekörner auf: 10,89; 6,94; 10,01; 10,53; 10,85; 10,33; 11,96. Es handelt sich also danach um eine kondensierende Wirkung des porösen Kornes, nicht um die Entstehung eines Hydrates.

Nach BÖHM (Bot. Zeit., 1883, No. 32) absorbieren trockene Stärkekörner auch ihr 5—6faches Volumen Kohlensäure.

Bringt man im Vakuum völlig ausgetrocknete Stärkekörner mit wenig Wasser zusammen, so tritt eine sehr bedeutende Erwärmung des Gemisches ein,

Digitized by Google

wie sie ja auch bei Eindringen von Wasser in trockenen Quarzsand zustande kommt (siehe hierzu SACHS III, S. 217; POUILLET, Ann. chim. phys. XX, p. 41; JUNGK, POGGENDORFF's Annalen, 1865, S. 292).

Wie die porösen, feintrichitischen Sphärokrystalle des Inulins schrumpfen die Stärkekörner beim Austrocknen zusammen.

NÄGELI (III, S. 53) fand, dass ein feuchtes Stärkekorn von Canna, welches dann 14 Stunden in gewöhnlicher Luft trocken lag, seinen langen Durchmesser um 10, den Querdurchmesser um 11 Proz. verkürzt. Ein frisches Stärkekorn des unreifen Gerstenendosperms hatte seinen grössten Durchmesser um 10 Proz. verringert, als ich es lufttrocken werden liess.

NÄGELI (III, S. 53) sagt, dass man im allgemeinen annehmen könne, dass sich das Volumen der Stärkesubstanz ziemlich in dem Verhältniss vermehre und vermindere, als sie wässerige Flüssigkeit aufnehme oder abgebe. Er fand aber schon, dass die Abnahme des Volumens etwas geringer ist, als es der abgegebenen Wassermenge entsprechen würde. In der That wird aber diese Abnahme relativ um so geringer, je mehr Wasser wir dem Stärkekorn entziehen. Es rührt das eben daher, dass das Stärkekorn nicht aus freien Trichiten aufgebaut ist, welche vom Wasser rings umgeben sind, sondern dass es aus einem Verzweigungssystem von Trichiten besteht, welches nur bis zu einem gewissen Grade zusammenschrumpfen kann, aber selbst im völlig trockenen Zustande noch kleine Hohlräume, Poren, zwischen sich frei lässt. Ein excentrisch geschichtetes Stärkekorn, welches frisch aus der Kartoffel entnommen und in Wasser gewaschen war, welches also etwa 50 Proz. Wasser enthielt, hatte seinen längsten Durchmesser um 15 Proz. verkürzt, als es 2 Stunden bei 20° trocken gelegen hatte, also vielleicht dann 25 Proz. Wasser verloren hatte; nachdem ich das Stärkekorn eine halbe Stunde auf 90° erhitzt hatte, ihm also so ungefähr 20 Proz. Wasser weiter entzogen worden war, hatte sich sein längster Durchmesser nur um 4 Proz. verkürzt. Bei 110° nahm der Durchmesser nicht mehr ab. In Glycerin eingelegt, nahm das Stärkekorn die Grösse wieder an, welche es im lufttrocknen Zustande besass. Wurde das Glycerin wieder durch Wasser verdrängt, so blieb der Längendurchmesser doch noch 9 Proz. kürzer als der Durchmesser des frisch aus der Knolle genommenen Stärkekornes.

Die Schichten der ursprünglich in Wasser herangewachsenen Sphärokrystalle der Amylose, die Stärkekörner, ziehen nach dem Austrocknen, beim Wiederbefeuchten das Wasser selbstverständlich nicht mit gleicher Energie an, da die Trichite und die Poren in den verschiedenen Schichten verschiedenartig sind. Die dichtesten, feinporigsten Schichten werden den stärksten inneren Druck erzeugen. Es ist danach auch erklärlich, dass sich der Rand von Scheibchen, welche man aus Kartoffelstärkekörnern herausschneidet, wellig biegt (NÄGELI III, S. 64), da häufig die Peripherie dieser Stärkeköner relativ dicht ist. Auch wird es danach leicht verständlich sein, dass NÄGELI (III, S. 63) die im Centrum ausgetrockneter Kartoffelstärkekörner entstandenen Risse und Höhlungen beim Zusatz von Wasser grösser werden sah.

Die Stärkekörner, als poröse Sphärokrystalle, nehmen auch Farbstofflösungen in ihre Poren auf. Lässt man Maisstärke oder Kartoffelstärke in einer dunkel gefärbten Lösung von Methylviolett (Pyoktanin, blau,

Digitized by Google

von MERCK) liegen, so färben sie sich durch und durch violett. Legt man die gewaschenen und gefärbten Körner einige Tage in Glycerin, so entfärben sich die Körner zuerst in der Peripherie. Legt man die intensiv gefärbten Körner in eine ganz verdünnte Lösung von Calciumnitrat, so schlägt sich das Methylviolett vorzüglich in den lockeren, schwach lichtbrechenden Schichten in grösseren Mengen nieder. Ebenso gut eignet sich HOFFMANN's Violett (Jodhydrat des Triäthylrosanilins) zur Durchfärbung der Stärkekörner. Legt man die gefärbten Körner in ein Gemisch von 1 Salzsäure + 1 Wasser, so sieht man die Körner von der Peripherie aus nach innen zu grün werden und man kann sich so leicht überzeugen, dass die Stärkekörner völlig vom Farbstoff durchtränkt sind. Trockene, gefärbte Körner, welche man in Kalilauge bringt, quellen von aussen nach innen zu auf und lassen auch so ihre Durchfärbung erkennen.

Legt man die Kartoffelstärkekörner 8 Tage in eine Lösung von essigsaurem Eisen (Liquor ferri acetici) und sorgt man durch öfteres Umschütteln dafür, dass die Stärkekörner allseitig in Berührung mit der Flüssigkeit kommen, so dringt die Eisenlösung mehr oder weniger tief ein. Häufig ist nach 8 Tagen das Korn völlig durchtränkt.

Wäscht man diese Körner einige Male mit Wasser schnell ab und giebt dann, wenn das Wasser fast farblos bleibt, eine durch eine Spur Salzsäure angesäuerte dünne Lösung von Blutlaugensalz zu denselben, so färben sich die Körner langsam intensiv blau. Man lässt die Körner 2 Tage in der Lösung, wäscht sie dann ab und bringt sie in absoluten Alkohol. Legt man die Körner hierauf in Salicylsäure-Methylester, so kann man die Färbung derselben sehr gut beobachten.

Man sieht meist, dass die Färbung nicht überall bis zum Centrum der Stärkekörner vorgedrungen ist. Dann zeigen die Körner einen gleichmässig breiten, hellblauen Rand. Flache Körner sind dagegen häufig völlig durchfärbt. Wählt man derartige Körner, die sich sofort durch ihre gleichmässige, dunkle Färbung bemerkbar machen, zur Beobachtung, so überzeugt man sich leicht, dass die schwächer lichtbrechenden Schichten am intensivsten blau gefärbt sind. Man muss zu dem Versuche nur Körner mit recht deutlichen Schichten wählen, so kann man sich nicht täuschen. Die schwächer lichtbrechenden Schichten erscheinen dann bedeutend intensiver gefärbt, auch dann, wenn man durch richtige Anwendung einer Beleuchtungslinse die geringen Differenzen in der Lichtbrechung der Schichten unschädlich macht.

Es ist dieses Resultat selbstverständlich. Die porösesten Schichten enthalten die grösste Menge des Eisenacetates, und es bildet sich dort also auch der stärkste Niederschlag von Berlinerblau.

Diesen Versuchen, welche ich im Jahre 1886 anstellte, sind die Versuche von CORRENS wohl wesentlich gleichwertig, auch soweit sie mit Silbernitrat ausgeführt sind, obgleich, wie CORRENS selbst fand (I, 296), durch Stärkekörner aus Silberlösung etwas Silber aufgenommen wird. CORRENS (I, S. 331) trocknete die Stärkeköner erst, tauchte sie in eine 2—5-proz. Lösung von Silbernitrat, dann, nach oberflächlichem Abtrocknen, in eine 0,75-proz. Kochsalzlösung. Das Chlorsilber wurde durch Besonnung reduziert. Die ausgetrockneten Stärkekörner wurden in Kanadabalsam eingeschlossen. Die porösen Schichten liessen jetzt einen Niederschlag von körnigem Silber oder eine homogene Graufärbung erkennen.

Digitized by Google

CORRENS arbeitete bei Membranen auch mit Ferrocyankalium (10-proz. Lösung) und Eisenchlorid. Vom Ferrocyankalium weist er, durch allerdings wenig exakte Methoden, nach, dass es nicht von der Stärke in merklicher Menge absorbiert wird. Er benutzte Ferrocyankalium zur Tränkung, Eisenchlorid setzte er später zu.

Wie andere Sphärokrystalle der Kohlehydrate sind auch die Stärkekörner radialtrichitisch gebaut, die Trichite sind wie dort annähernd und der Hauptmasse nach senkrecht gestellt; die leichteste Trennbarkeit findet also stets bei kugelförmigen Stärkekörnern in der Richtung der Radien statt, bei den excentrisch geschichteten Stärkekörnern in Linien, welche, das Centrum mit der Peripherie verbindend, alle Schichten senkrecht durchbrechen.

Die radialtrichitische Struktur ist nur in seltenen Fällen deutlich an den völlig intakten, stets sehr feintrichitischen Stärkekörnern zu erkennen. Nicht selten tritt sie in frisch aus den Knollen genommenen Stärkekörnern der Kartoffel so deutlich hervor, wie es in Fig. 5 dargestellt ist. Sie erscheint dort etwa so deutlich wie an schon ziemlich grobtrichitischen Amylodextrinsphärokrystallen, wenn diese direkt in der Mutterlauge betrachtet werden. In seltenen Fällen erscheint die radialfaserige Struktur gröber, wie ich es z. B. schon 1881 (V, Taf. IX, Fig. 14 d) für ein Stärkekorn von Iris abgebildet habe.

Fig. 5. Stärkekorn aus einer Kartoffel.

Wie bei den feintrichitischen Sphärokrystallen anderer Kohlehydrate tritt diese radialfaserige Struktur deutlicher hervor, wenn man in irgend einer Weise einen Teil der Trichite aus dem porösen Korn herauslöst oder die Stärkekörner zu schwacher Quellung bringt, wobei einzelne Trichite oder Trichitenbüschel zu Tröpfchen werden. Sehr schön beobachtet man diese Erscheinungen bei den „roten", kugelförmigen Stärkekörnern von Sorghum vulgare fuscum glutinosum, wie ich schon im Jahre 1886 (III) gezeigt habe, welche viel in heissem Wasser leicht lösliches Amylodextrin enthalten. In Fig. F auf Taf. 8 (nach MEYER III, Fig. 7, Taf. XX) sieht man ein Stärkekorn des Klebsorghum, welches langsam mit Wasser bis auf 75° erhitzt worden war. Ohne erhebliche Rissbildung wurde es zu einer fein gestrichelten Hohlkugel, in welcher Stäbchenstruktur deutlich zu erkennen war. Noch deutlicher sieht man die radialfaserige Struktur hervortreten, wenn man feuchte, „blaue", kugelige Stärkekörner von Sorghum vulgare in eine konzentrierte Lösung von Calciumnitrat bringt. Dann treten in dem Korne (Fig. D, Taf. 8) sofort gleichmässige (Fig. D, *b*), kleine radialgestellte Stäbchen hervor, so dass dadurch die Oberfläche des Kornes jetzt gleichmässig fein punktiert erscheint (MEYER III, S. 346; 1886). Das orthogonale Kreuz tritt dabei zwischen den Nicols so lange deutlich auf, als noch die radiale Stellung der Stäbchen bei den quellenden Körnern beobachtet werden kann. Erst wenn alle Stäbchen in Lösung übergegangen sind, erlischt das Kreuz völlig.

Sehr deutlich kommt die radialtrichitische Struktur auch dann zur Anschauung, wenn man Diastaselösung auf die an Amylodextrin reichen Stärkekörner des Klebsorghum einwirken lässt. Man sieht dann in den Schichten

Digitized by Google

die Trichitenbündel deutlich, wie es in Fig. S, Taf. 7 abgebildet ist. Der Vorgang gleicht vollkommen der Veränderung, welche Diastaselösung oder heisses Glycerin in den Sphärokrystallen des Amylodextrins bewirkt. Aber auch bei den normalen Stärkekörnern gelingt es leicht, die radialfaserige Struktur deutlich zu machen, da ja auch sie aus leichter und schwerer löslichen Trichiten aufgebaut sind. So tritt beim Arowroot die radialfaserige Struktur schön hervor, wenn man die Stärkekörner etwas quellen lässt, dann mit Speichel die Amylosetröpfchen herauslöst (Fig. B, Taf. 8). Behandelt man die Stärkekörner der Kartoffel eine Zeit lang mit verdünnten Säuren, so dass einzelne der Trichiten in Amylodextrin übergeführt werden, und lässt dann in Wasser quellen, so erhält man Bilder, wie ein solches in Fig. H, Taf. 8 dargestellt ist. Behandelt man Maiskörner mit heisser, verdünnter Salzsäure, so bleiben äusserst feine Skelette, die hier und da auch radialtrichitisch erscheinen (Fig. Y *b*, Taf. 7). In diesem Falle sieht man wohl die Einzeltrichite, während es in anderen Fällen Büschel von Trichiten sein müssen, welche sichtbar werden, ebenso wie man bei anscheinend homogenen Sphärokrystallen des Inulins die radialfaserige Struktur bei ähnlichen Versuchen wohl deutlich hervortreten sieht, die einzelnen Trichite aber nicht mehr erkennen kann. Die Länge der Trichitenbüschel der Stärkekörner hängt wesentlich von der Breite der Schichten ab, in welchen sie stehen: sie sind häufig sicher also äusserst kurz, könnten unter Umständen aber auch eine relativ erhebliche Länge gegenüber dem Durchmesser der Trichite erreichen. Wenn man die Trichitenbüschel tüchtig quetscht, so werden sie zerbrochen und verwirrt und verquellen. Mikosch's (II, 1887) „Körnchen" und „Grundmasse", sind wohl teilweise solche zerbrochene und verquollene Trichitenmassen, teilweise wohl auch Trichitenbüschel aus sehr dünnen Schichten. Die Arbeit von Mikosch enthält übrigens auch für die damalige Zeit nichts Neues, bestätigt aber im wesentlichen meine Angaben, die ich zur Wahrung der Priorität wenigstens für einige Punkte, 1886 (III) gemacht hatte. Hierher gehörende Beobachtungen hat übrigens auch Strasburger (I, 1882, S. 150) veröffentlicht.

Will man sich über die Linie leichtester Trennbarkeit eine Anschauung bei den Stärkekörnern verschaffen, so kann man das am besten auf 2 Arten thun. Zuerst kommen diese Linien zur Anschauung, wenn man einen gleichmässig verteilten inneren Druck erzeugt, eine gleichmässige, plötzliche Dehnung des Sphärokrystalls bewirkt. Legt man Stärkekörner einige Wochen in absolut wasserfreies Glycerin, trocknet die Stärke dann äusserlich mit Fliesspapier ab, bis sie pulverförmig ist, und bringt man dann wenige der von Glycerin durchtränkten Stärkekörner in einen grossen Tropfen Wasser, so sieht man dann sofort zahlreiche, linienförmige Poren in den Stärkekörnern auftreten, die sich an einzelnen Stellen zu aus diesen Linien zusammengesetzten Flächenrissen vereinigen können.

Diese Linien leichtester Trennbarkeit stehen in allen Fällen, wie bei den Sphärokrystallen überhaupt, in ihrem ganzen Verlauf senkrecht auf den Schichten (Fig. α, Taf. 7). In kugelförmigen, centrisch geschichteten Stärkekörnern laufen alle Spaltlinien radial. Wie wir hier durch gleichmässige, schnelle Dehnung die Risse auftreten sehen, sehen wir sie auch erscheinen, wenn wir manche Stärkekörner, welche äussere relativ dichte Schichten besitzen, zur Kontraktion bringen. Legen wir feuchte Stärkekörner alter Kartoffeln in absoluten Alkohol, so ent-

Digitized by Google

stehen Risse, welche ihrem Verlauf nach aufgefasst werden können als zusammengesetzt aus lauter Linien leichtester Trennbarkeit (Fig. β, Taf. 7). Wirkt Zug oder Druck ungleichmässig auf die Stärkekörner ein, so folgen die entstehenden Spalten ebenfalls der Hauptregel, doch können sie im einzelnen sehr verschieden werden.

NÄGELI (III) bildet für Weizenstärke die Erscheinung der Rissbildung auf Taf. XVIII, Fig. 1 ab und spricht auf S. 41 eingehend über die Rissbildung beim Austrocknen oder Schrumpfen durch Alkohol. Selbstverständlich ist es, dass die Stärkekörner auch beim vollständigen Bruche der angegebenen Regel folgen. Sehr schön tritt diese Thatsache hervor, wenn man die trockenen, brüchigen, amylodextrinreichen, kugelförmigen Stärkekörner des Klebsorghum zum Versuche benutzt. Bringt man ein Korn, welches keine Risse besitzt, mit etwas Wasser unter ein Deckglas und drückt man sanft auf das letztere, so zerbricht das Stärkekorn sofort in mehrere scharfkantige Stücke. Häufig zerfällt das Korn durch ausschliessliche Entstehung radialer Risse in Pyramiden; bei stärkerem Drucke zerbrechen aber auch diese Pyramiden durch Risse, welche parallel zur Grundfläche der letzteren verlaufen. Fig. L, Taf. 8 stellt ein zerbrochenes Korn und ein einzelnes Bruchstück eines Kornes dar. Man erkennt an letzterer Figur die gleichmässige radiale Streifung, welche jede Bruchfläche, als einen Ausdruck der regelmässig radialtrichitischen Struktur des Stärkekornes, zeigt.

Die kugelförmigen, centrisch geschichteten Stärkekörner verhalten sich in optischer Beziehung genau so wie die Sphärokrystalle des Amylodextrins; sie verhalten sich so, als seien sie aus radial gestellten Trichiten aufgebaut, welche gerade auslöschen, und deren kleinere optische Elasticitätsachse in die Längsrichtung fällt. Excentrisch geschichtete Stärkekörner verhalten sich so, wie sie es nach der Voraussetzung müssen, dass auch bei ihnen alle Trichite ungefähr senkrecht auf den Schichtenflächen stehen. Eine Beschreibung der optischen Erscheinung, welche man im Polarisationsmikroskope beobachtet, ist danach nicht nötig; ich verweise auf das, was ich über die Sphärokrystalle des Amylodextrins gesagt habe. Ich mache ausserdem auf eine Abhandlung von NÄGELI (VIII) aus dem Jahre 1862 und eine solche von BAILY (I) aufmerksam, welche sich mit den optischen Eigenschaften der Stärkekörner beschäftigen.

Für die kugelförmigen, amylodextrinreichen Stärkekörner des Klebsorghum kann diese Erscheinung nicht überraschen; aber auch die Thatsache, dass die gewöhnlichen, fast ganz aus Amylose bestehenden Stärkekörner sich gleich den feintrichitischen Amylodextrin-Sphärokrystallen verhalten, ist leicht verständlich da es nicht unwahrscheinlich ist, dass zwei so nahe stehende Körper, wie es Amylose und Amylodextrin sind, in ähnlichen Formen krystallisieren. Ganz gleich wie die Amylodextrin-Sphärokrystalle verhalten sich ferner in optischer Beziehung die gewöhnlichen Stärkekörner, deren Substanz man durch lange Behandlung mit verdünnter Säure in Amylodextrin verwandelt hat, und ebenso die aus α-Amylose bestehenden, kugelförmigen Stärkekornskelette, welche man bei Behandlung der Stärkekörner des Mais mit heisser verdünnter Salzsäure erhält. Prachtvoll optisch wirksam erscheinen die Skelette der Stärkekörner der Kartoffeln, welche man erhält, wenn man die Stärkekörner 2 Jahre in verdünnter Salzsäure liegen lässt, dann mit Wasser wäscht und schliesslich

Digitized by Google

mit konzentrierter Calciumnitratlösung auszieht, obgleich sie grösstenteils aus α-Amylose bestehen; ebenso, aber schwach optisch wirksam, sind die zarten Speichelskelette.

Entgegen der Darstellung von MIKOSCH (II, S. 16 und S. 9), welcher behauptet, die isolierten Trichite seien nicht doppelbrechend, ist der Satz aufzustellen, dass jeder ungelöste Trichit eines Stärkekornes, bestehe er aus Amylodextrin oder Amylose, sich so verhalten würde, wie ein isolierter Trichit des Amylodextrinkrystalles. Wenn man kugelförmige Stärkekörner langsam quellen lässt, so beobachtet man die den Trichiten zukommenden optischen Eigenschaften so lange, als noch die geringste radialtrichitische Struktur an den Schichten des gequollenen Stärkekornes zu erkennen ist. Zerbricht man kuglige Stärkekörner des Klebsorghum, welche mehrere Wochen in absolutem Alkohol gelegen hatten, in absolutem Alkohol (um die Quellung möglichst zu verhindern), auf dem Objektträger, durch Druck auf das Deckglas in möglichst kleine, aber noch sichtbare, faserförmige Stücke, so verhalten sich diese optisch genau wie ein Trichit des Sphärokrystalles des Amylodextrins oder eines Inulinsphärokrystalles. Ebenso verhält sich jedes, auch das feinste Stäbchen, welches man durch Behandlung derselben Stärkekörner mit Diastase erhalten kann.

Die mit Salzsäure und Calciumnitrat in der oben besprochenen Weise behandelten Kartoffelstärkekörner bestehen aus locker ineinander geschachtelten Schichten, da zwischen den noch bestehenden Schichten andere völlig herausgelöst sind. Manche dieser Schichten erscheinen fein radial gestrichelt, radialfaserig, schon wenn man sie mit System E von ZEISS untersucht, doch sieht man in keiner der Schichten isolierte Fasern, ein Zeichen, dass bei der Kartoffel die Trichite der α-Amylose sehr fein sind, wahrscheinlich noch feiner als die der β-Amylose. Nach der Färbung mit Jod erscheinen die Schichten bei Betrachtung mit der homogenen Immersion $^1/_{12}$ von ZEISS etwas deutlicher radialgestrichelt, doch ist auch hier kein Trichit zu erkennen. Die Trichite der Kartoffelstärke sind anscheinend so dünn, dass nur Gruppen davon, Büschel, noch zum Auftreten der Strichelung Veranlassung geben, die Einzeltrichite nicht mehr zu sehen sind. Die gleichen Verhältnisse beobachtet man ja auch bei sehr feintrichitischen Inulin- und Amylodextrin-Sphärokrystallen. Bricht man die Körner, welche jetzt sehr spröde sind, entzwei, so zerfallen sie in Bruchstücke der Schalen; auch diese Bruchstücke, so klein sie sind, verhalten sich optisch so, als seien sie aus Trichiten des Amylodextrins zusammengesetzt.

Wie Sphärokrystalle des Inulins und des Amylodextrins, welche nicht unter gleichförmigen Verhältnissen wuchsen, sind die Stärkekörner geschichtet.

Die Schichten werden, wie bei den Sphärokrystallen des Inulins und des Amylodextrins, in erster Linie deshalb sichtbar, weil im gleichen Volumen der verschiedenen Schichten das Volumen der Porenräume (p) zum Volumen der Trichite (t) in einem verschiedenen Verhältnisse steht. Schichten, in welchen das Volumen p viel grösser ist als das Volumen t, wollen wir relativ lockere, umgekehrt gebaute Schichten relativ dichte nennen.

Diese Anschauung stimmt mit derjenigen in den Hauptpunkten überein, welche sich NÄGELI über den Grund des Hervortretens der Schichten gebildet

Digitized by Google

hatte. NÄGELI (III, S. 18) sagt: „Die Linien, welche man in den Stärkekörnern wahrnimmt, sind also entweder die Grenzen zwischen zwei Substanzen, die das Licht ungleich brechen, oder es sind die ganzen Räume selbst, die mit Substanz einer verschiedenen Dichtigkeit gefüllt sind, bald wasserreichere Schichten in einer dichten, bald dichtere Schichten in einer wasserreichen Substanz". Ueber die Verteilung des Wassers in den einzelnen Schichten hatte NÄGELI die richtige Anschauung gewonnen. Er sagte S. 51: „Ob die einzelne Schicht auf allen nebeneinander liegenden Punkten einen gleichen Wassergehalt besitze oder nicht, bleibt dahingestellt. Sicher ist, dass Lösungsmittel nicht alle Punkte einer Schicht gleich sehr angreifen, und dass sie die letztere oft in ein maschiges Gitterwerk verwandeln" und ferner: „Unabhängig davon ist in jeder Schicht — eine grössere Menge von Wasserteilchen in den beiden tangentialen Richtungen als in radialer Richtung zwischen den Stärketeilchen eingelagert."

Da die Stärkekörner, wie aus den Versuchen, die ich im Kapitel über die Mikrochemie der Stärkekörner beschrieben habe, aus Trichiten verschiedener Art zusammengesetzt sind, aus α-Amylose-, β-Amylose-, Amylodextrin-Trichiten und vielleicht sogar Mischkrystallen dieser Substanzen aufgebaut sein können, so ist es von vornherein wahrscheinlich, dass die verschiedenen Schichten aus verschiedenen Mischungen dieser Trichite bestehen. Ein direkter Beweis dafür, dass dieses Verhältnis statthaben kann, liegt zuerst in der Thatsache, dass sich manche Schichten eines Klebsorghumstärkekornes mit Jod blau färben, andere rot (Fig. E, Taf. 8), einige also mehr Amylose enthalten, die anderen mehr Amylodextrin. Ferner wurde durch Quellung oder Speichelbehandlung der „blauen" Sorghumkörner nachgewiesen, dass in den verschiedenen Schichten verschiedene Mengen von α-Amylosetrichiten und β-Amylosetrichiten liegen (S. 86 des Kap. über Mikrochemie der Stärkekörner) können. Die gewöhnliche Skelettbildung durch Mittel, welche alle Trichite lösen, wenn auch verschieden langsam, kann keinen sicheren Anhalt über die differente Zusammensetzung der Schichten geben, da die Schnelligkeit der Lösung auch von der Dicke und Stellung der Trichite abhängt.

Wenn es nun auch sicher ist, dass die verschiedenen Schichten substantiell verschieden sein können, so ist es doch wahrscheinlich, dass diese Differenzen für das Hervortreten der Schichten an intakten Stärkekörnern unter dem Mikroskope wenig oder gar nicht in Betracht kommen werden, da es wahrscheinlich ist, dass die Trichite aller Art ganz annähernd das gleiche Lichtbrechungsvermögen besitzen werden. Im allgemeinen ist n für die feste Substanz der Stärkekörner etwas höher als 1,535, da die mit Salicylsäuremethylester (n bestimmte ich zu 1,535) durchtränkten, in dieser Flüssigkeit liegenden Stärkekörner beim Heben des Tubus noch etwas heller erscheinen als das Sehfeld des Mikroskopes.

Da für Rohrzucker $n = 1{,}56$ ist, so würde wohl n für die Trichite der Amylose ganz ähnlich anzunehmen sein. Amylodextrin-Sphärokrystalle verhalten sich wie die trockene Substanz der Stärkekörner.

Die Stärkekörner zeigen, wenn sie aus der wasserhaltigen Zelle herausgenommen werden, die Schichtung am deutlichsten. Besonders geeignet für das Studium der Schichtung sind die grossen Stärkekörner des Fruchtfleisches der unreifen Kartoffelfrüchte, deren Schichten sehr grosse Differenzen der Lichtbrechung zeigen. Nimmt man dieselben aus der Frucht heraus und bringt man

Digitized by Google

sie in Wasser, so erkennt man leicht, dass die aufeinander folgenden Schichten sehr verschiedene Dicke und sehr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen besitzen. Bei hoher Einstellung und schwacher Vergrösserung wechseln dünne dunkle Schichten (schwach lichtbrechende Schichten) mit dickeren hellen (stärker lichtbrechenden Schichten) ab, bei tiefer Einstellung dünne helle mit dickeren dunkleren. Es erschienen dann bei stärkerer Vergrösserung in den stärker lichtbrechenden Schichten noch deutlich sehr zarte schwach lichtbrechende. Da, wo die schwächer lichtbrechenden breiten Schichten nicht äusserst schwach lichtbrechend erscheinen, kann man hier und da auch noch feine, ganz schwach lichtbrechende Schichten erkennen. In Fig. O, Taf. 8, habe ich ein Stückchen der Schichtung bei 900facher Vergrösserung gezeichnet und bei hoher Einstellung: *s* ist die am schwächsten lichtbrechende Schicht, *α* die am stärksten lichtbrechende Schicht. In *α* und *s'* sieht man noch sehr dünne Linien, die zarten schwach lichtbrechenden Schichten.

Sehr schwach lichtbrechende Schichten mancher Stärkekörner machen fast den Eindruck leerer Räume, wie schon NÄGELI (III, S. 54) bemerkte, doch erkennt man bei genauer Betrachtung dahin gehörender, sehr stark geschichteter Stärkekörner der Kartoffelfrucht, welche bis zur Freilegung der Ränder der queren Schichten gelöst wurden (Fig. N, Taf. 8), vorzüglich bei schwacher Färbung derartiger Körner mittelst Jod, dass auch die am schwächsten lichtbrechenden Schichten Amylose enthalten. Dieselbe Thatsache lehrt die Betrachtung der kurze Zeit mit verdünnter Säure behandelten, in Wasser gequollenen Stärkekörner (Fig. H, Taf. 8). Meine Auffassung stimmt mit der NÄGELI's (III, S. 17) in den wichtigsten Punkten überein. NÄGELI (III, S. 54), führt noch als Gründe gegen die Auffassung lockerster Schichten als Spalten das folgende an: „Erstlich giebt es von denjenigen Schichten, welche ganz wie Risse aussehen, zu denen, die deutlich aus Substanz bestehen, alle möglichen Zwischenstufen. Zweitens sieht man, wenn in einem Stärkekorn mit spaltenähnlichen Schichten durch Druck wirkliche Risse hervorgebracht werden, dass zwischen beiden im Lichtbrechungsvermögen doch noch ein geringer Unterschied vorhanden ist, sowie, dass die Höhlungen beider nicht unmittelbar ineinander münden, sondern dass eine zarte Begrenzung die Substanz der Schichten kenntlich macht. Drittens grenzt sich an Durchschnitten, welche durch mit Gummi eingetrocknete Kartoffelstärkekörner gemacht worden waren, ebenfalls der Inhalt der spaltenförmigen Schichten gegen Wasser ab und färbt sie durch Jod schwach blau."

[Dass die schwach lichtbrechenden Schichten nicht nur Grenzlinien sind, wie STRASBURGER (I, S. 148) im allgemeinen annahm, ist hier äusserst leicht nachweisbar. Ich gehe auf diese Ansicht deshalb nicht weiter ein, verweise aber noch auf CORRENS' (I, S. 255) Auseinandersetzung.] Hier und da können bei ausgetrockneten Stärkekörnern übrigens Spalten an der Berührungsfläche zweier Schichten auftreten, doch kommen dieselben in den Stärkekörnern der lebenden Zelle nicht vor.

Bei allen Versuchen verhalten sich nun die schwach lichtbrechenden Schichten so wie relativ lockere Schichten von sehr feintrichitischen Sphärokrystallen des Inulins oder Amylodextrins, die stark lichtbrechenden wie relativ dichte Schichten dieser Gebilde.

Digitized by Google

Trocknet man die frisch aus der Pflanze herausgenommenen Stärkekörner erst bei 20° über Schwefelsäure im Vakuum, dann bei 100° im Vakuum völlig aus oder nur bei gewöhnlicher Temperatur über Schwefelsäure im Vakuum, so schrumpfen sie, wie wir wissen, bedeutend ein und verlieren ihr Wasser fast oder ganz völlig. Beobachtet man die getrockneten, in Luft liegenden Stärkekörner direkt in gutem Lichte, so erkennt man in den meisten keine Spur einer Schichtung mehr, nur in sehr seltenen Fällen tritt bei einem sehr stark geschichteten Korne noch ein kaum erkennbarer, blasser Schimmer der Schichtung hervor. Beim Befeuchten mit Wasser verlängerte sich ein cylindrisches Korn, dessen Schichten seitlich grösstenteils geöffnet waren, nur um 13,3 Proz., seine Breite nahm um 16 Proz. zu und nun traten die äusserst kräftigen Schichten sofort wieder hervor.

Dieses Verschwinden der Schichten ist aus zwei Gründen leicht erklärlich. Einmal werden die Stärkekörner, wenn das Wasser ausgetrieben ist, opak, da das eintretende Licht infolge der grossen Differenzen zwischen dem Lichtbrechungsvermögen der Amylose und der mit Wasserdampf erfüllten Poren teilweise total reflektiert, teilweise zerstreut wird, so dass kein Bild der Schichten in das Auge gelangen kann, ferner aber fallen die lockeren Schichten am stärksten zusammen, so dass die Differenzen im Lichtbrechungsvermögen der Schichten schwinden.

Legt man die bei gewöhnlicher Temperatur unter SO^4H^2 im Vakuum ausgetrockneten Stärkekörner in Salicylsäuremethylester ($n = 1{,}535$), so erscheinen sie ein wenig, eine Spur, schwächer lichtbrechend als dieser, und man erkennt äusserst zarte Schatten von Schichten; die Stärkekörner verändern dabei ihre Grösse nicht. Die trockenen Stärkekörner zeigen jetzt, da sie in ein fast gleich lichtbrechendes Medium eingebettet sind, welches nicht eindringt, die infolge der trotz der Kontraktion noch etwas verschiedenen Porosität verschieden stark lichtbrechenden Schichten etwas deutlicher als in Luft. Lässt man die Stärkekörner monatelang im Salicylsäuremethylester liegen, so erscheinen sie eine Spur stärker lichtbrechend als die Flüssigkeit und zeigen keine Schichten mehr.

Die Poren sind jetzt mit dem fast so stark wie die Trichite das Licht brechenden Ester angefüllt, und so ist die optische Differenz zwischen den Schichten fast ausgeglichen.

Bringt man feuchte, und mit Fliesspapier abgetrocknete Stärkekörner in den Ester, so kontrahieren sich die Körner kaum merklich, und es bleiben alle Schichten klar und deutlich sichtbar. Das Korn ist jetzt bedeutend schwächer lichtbrechend als das Einschlussmittel. Da der Salicylsäureester nicht eindringt, so bleiben alle Poren durch das Wasser gleich weit gedehnt, und die Schichten sind jetzt so deutlich wie im Wasser. Man kann nun ein Gemisch herstellen aus Alkohol, Wasser und Salicylsäuremethylester, welches vollkommen genau so stark lichtbrechend wirkt wie diese mit Wasser gesättigten Stärkekörner, in welchem die Körner ihre Schichten völlig klar behalten, und in welchem die Randschatten verschwinden. Für dieses Gemisch bestimmte ich $n = 1{,}475$. Ich will dazu bemerken, dass nicht alle Stärkekörner, wenn sie mit Wasser durchtränkt sind, das gleiche Lichtbrechungsvermögen haben, im allgemeinen dichtere, mit Wasser gesättigte Stärkekörner brechen stärker, so z. B. die Stärkekörner der meisten Kartoffelknollen.

Digitized by Google

In ähnlicher Weise sprechen auch die Versuche mit Glycerin für den oben angeführten Satz. Frische, feuchte Stärkekörner, welche man in Glycerin legt, kontrahieren sich zuerst, weil den Schichten Wasser entzogen wird, und dadurch werden auch die Schichten undeutlicher, dann nehmen sie das Glycerin auf, schwellen wieder an, weil sich die Poren nun mit Glycerin füllen, und nun treten die Schichten wieder besser hervor, undeutlicher als in Wasser, weil für Glycerin $n = 1{,}473$ ist. Bringt man frische Stärkekörner in viel absoluten Alkohol, so tritt die gleiche Erscheinung auf, nur ist die Erscheinung durch die etwas grösser bleibende Kontraktion der Körner und das andere Lichtbrechungsvermögen des Alkohols ($n = 1{,}36$) etwas verändert.

Durch diese Versuche ist es bewiesen, dass die schwach lichtbrechenden Schichten die lockersten sind. Es ist deshalb auch leicht verständlich, dass diese Schichten, ebenso wie die lockersten Schichten der Sphärokrystalle, bei Einwirkung von Reagentien am schnellsten verändert oder aufgelöst werden. Allerdings wäre es möglich, dass in einzelnen Fällen eine lockere Schicht relativ reich an α-Amylose wäre und so einem Lösungsmittel relativ starken Widerstand leistete, doch habe ich diesen Fall nicht nachweisen können. Man kann diese normale Erscheinung z. B. an jedem excentrischen Stärkekorn in der Pflanze sehen (Taf. 8, Fig. N), dessen Schichten seitlich geöffnet sind; es entstehen an Stelle der lockeren Schichten dort Rillen.

Bedeutend werden die Differenzen zwischen den Schichten verstärkt, wenn man die Stärkekörner (z. B. die der Kartoffeln) mit kalten verdünnten Säuren behandelt. Hier sieht man gerade die am schwächsten lichtbrechenden Schichten, welche nach einer Lösungsperiode entstanden, sehr schnell in vollkommene Höhlungen übergehen. Noch kräftiger treten die Differenzen hervor, wenn man die durch kalte verdünnte Säuren grösstenteils in Amylosedextrin verwandelten Stärkekörner mit Calciumnitratlösung einige Wochen auszieht, dann mit Wasser und schliesslich verdünntem Alkohol das Calciumnitrat entfernt. Es wird so das Amylodextrin völlig herausgelöst.

Diese zarten, schwach lichtbrechenden, nur noch etwa 25 Proz. fester Substanz gegenüber intakten Körnern enthaltenden Stärkekörner, aus denen manche Schichten ganz heraus gelöst sind (wie es in Fig. A, Taf. 8 für ein ähnliches Präparat dargestellt ist), die meisten Schichten nur durch Herauslösen einer grossen Anzahl von Trichiten äusserst gelockert sind, sind sehr geeignete Objekte zum Studium des Schichtenverlaufes der Stärkekörner. Diese Stärkekörner sind auch höchst interessant wegen ihres Verhaltens beim Austrocknen und Wiederbefeuchten. Lässt man ein aus verdünntem Alkohol herausgenommenes Korn auf dem Objektträger unter dem Mikroskope austrocknen, so sieht man es sich ungeheuer schnell kontrahieren. Die Kontraktion beträgt jetzt, infolge der Lockerheit des ganzen Korns, in der Längsrichtung, ungefähr 40 Proz., im Querdurchmesser ungefähr 44 Proz. Die Oberfläche des ganzen Korns wird dabei meist rissig oder runzlig; die Schichten sind nicht mehr zu erkennen, obgleich sie vorher, wie durch Zerbrechen und Färben der Stücke mit Jod leicht nachweisbar ist, grösstenteils völlige Hohlräume waren; die Körner bleiben doppelbrechend, wie man sich überzeugen kann, wenn man sie in Salicylsäuremethylester von $n = 1{,}47$ einbettet und im Polarisationsmikroskope betrachtet. Befeuchtet man das Stärkekorn mit Wasser, so verlängert es sich

Digitized by Google

durch Porenquellung wieder um 25 Proz. (von 20 auf 25). Entsprechend der bleibenden Verkürzung von 25 Proz. treten jetzt die Schichten weniger deutlich hervor als im frischen Stärkekorn. Die lockeren oder hohlen Schichten sind zusammengefallen, bleiben auf den dichteren, festen liegen, sind dichter geworden, sind weniger dick geworden.

Die Stärkekörner wachsen zuletzt ebenso wie die Sphärokrystalle anderer Kohlehydrate, und ihre Schichten sind wie die anderer Sphärokrystalle dadurch entstanden, dass während des Wachstums eines Stärkekorns die Verhältnisse der Mutterlauge, welche das Wachstum und die Form der Trichite bedingen, sich periodisch änderten. Dass diese Sätze richtig sind, werde ich im Kapitel S beweisen, in welchem wir auch sehen werden, dass eine der wichtigsten Ursachen der Schichtenbildung die periodisch vor sich gehende Lösung peripherer Schichten der Stärkekörner ist. In welcher Weise sich die den Stärkekörnern zukommende Lösungsquellung erklärt, werden wir in dem folgenden Kapitel sehen.

G. Die Lösungsquellung der Stärkekörner.

In den vorhergehenden Kapiteln haben wir die „Porenquellung" der Stärkekörner, welche dadurch zustande kommt, dass die Stärkekörner Flüssigkeiten in ihre zwischen den Trichiten befindlichen Hohlräume aufnehmen, schon kennen gelernt. Ausser dieser Porenquellung ist noch eine ganz andere Art von Quellung bekannt, die man gewöhnlich meint, wenn man von der Quellung der Stärkekörner spricht, die zur Kleisterbildung führende Quellung. Wir wollen diese Quellung Lösungsquellung nennen.

Die Vorgänge, welche man beim Auftreten dieser Erscheinung beobachtet, lassen sich sehr leicht verstehen, sobald man die in den vorhergehenden Kapiteln geschilderte Sphärokrystallstruktur der Stärkekörner als richtig anerkennt und die im Kapitel über Makrochemie festgestellte Thatsache berücksichtigt, dass die Lösung von Wasser in Stärke äusserst zähflüssig ist und sich jederzeit in zähflüssigen Tröpfchen abscheidet, welche um so weniger zähflüssig sind, je höher die Temperatur ist, bei welcher sie in Wasser entstehen, und welche fähig sind, auch mehr Wasser bei höherer Temperatur zu lösen, also selbst weiter anzuschwellen.

Als einzige Substanz, welche als Bildner solcher zäher Tröpfchen in Betracht kommt, ist uns die β-Amylose bekannt geworden, da sich das Amylodextrin in Wasser löst, die α-Amylose selbst in siedendem Wasser nur wenig verändert wird und in den Schichten unverändert liegen bleiben muss. Freilich wäre festzuhalten, dass vielleicht Mischkrystalle noch ein eigentümliches Verhalten zeigen würden. Bringt man nun ein Stärkekorn, welches β-Amylosetrichite in den Schichten enthält, in Wasser von höherer Temperatur, so tritt ein Zeitpunkt ein, in welchem die Trichite relativ schnell reichlich Wasser aufnehmen und zu zähen Tröpfchen der amylosigen Wasserlösung werden, während vielleicht zugleich eine ungeheuer dünne, wässerige Amyloselösung in den Stärkekörnern entsteht.

Digitized by Google

Die kleinen zähen Tröpfchen müssen nun die Stelle der β-Amylosetrichite einnehmen und einen Tröpfchenschwamm bilden, welcher von Wasser, eventuell Amylodextrinlösung und Amyloselösung, durchtränkt wird und wohl immer Trichite von α-Amylose einschliesst. Schematisch würde dieser Vorgang, wie er sich in einer Schicht des Stärkekorns abspielt, etwa so darzustellen sein, wie ich es in Fig. 6 gethan habe. Die linke Reihe (*1*) stellt Trichite von β-Amylose (β) und α-Amylose (α) dar, während rechts (*2*) die Tropfen β', welche aus der β-Amylose entstanden, und die unveränderten Trichite α' dargestellt sind.

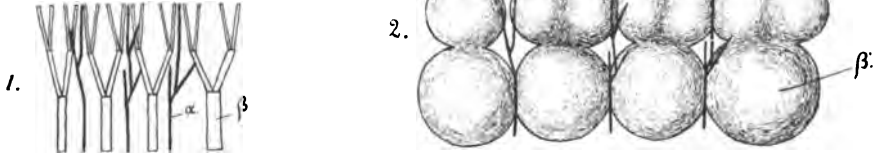


Fig. 6. Schema des Vorganges der Lösungsquellung.

Porenquellung und Lösungsquellung gehen, wie wir sehen werden, nicht direkt ineinander über; beides sind scharf voneinander unterschiedene und getrennte Prozesse.

Ich will gleich hier mitteilen, dass auch NÄGELI die Porenquellung und die Lösungsquellung als zwei verschiedenartige Prozesse betrachtete. Er sagt III, S. 87: „Wenn trockene Stärkekörner mit Wasser in Berührung gebracht werden, so nehmen sie davon annähernd die gleiche Menge auf, die sie in frischem Zustande besassen; und nach jedem neuen Eintrocknen befeuchten sie sich wieder in gleicher Weise. Anders verhalten sich die aufgequollenen Körner. Wenn man die Quellungsursache entfernt, ohne ein Austrocknen herbeizuführen, so verlieren sie nur einen Teil des Wassers, das sie beim Aufquellen aufgenommen haben, ein Beweis, dass die Natur der Stärkesubstanz durch die Quellungsmittel verändert wurde."

NÄGELI hebt seine Anschauung später noch einmal entschieden hervor (X, S. 643), da SCHIMPER (IV) in seiner gegen NÄGELI gerichteten Arbeit keinen scharfen Unterschied zwischen Porenquellung und Lösungsquellung machte. Diese Auffassung konnte leicht auf Grundlage des bekannteren Teiles der NÄGELI'schen „Wachstumsgeschichte" der Stärkekörner entstehen; SCHIMPER hatte übersehen, dass NÄGELI zur Erklärung der Kleisterbildung eine besondere Hypothese, die Annahme gemacht hatte, dass seine Micellen bei der Kleisterbildung in kleinere Kryställchen zerfielen. 1881 also sagt deshalb NÄGELI (X, S. 642) nochmals folgendes: „Die Stärkekörner sind in der Pflanze mit Wasser durchdrungen; sie verlieren dasselbe zum grossen Teil beim Austrocknen an der Luft, nehmen es beim Wiederbefeuchten wieder auf; sie imbibieren sich, wie der technische Ausdruck lautet. Lässt man auf die Stärkekörner erhöhte Temperatur oder gewisse chemische Mittel oder bestimmte mechanische Eingriffe einwirken, so nehmen sie mehr Flüssigkeit auf, als sie im imbibierten Zustande enthalten; sie quellen auf und verwandeln sich in Kleister. Beide Vorgänge sind wesentlich verschieden, obwohl sie häufig unrichtiger Weise als Quellung

Digitized by Google

zusammengeworfen werden. Die Imbibition oder Durchdringung, die man auch als natürliche Quellung bezeichnen könnte, lässt die Organisation des Stärkekorns in der unveränderten Beschaffenheit, die es in der Pflanze besitzt. Bei der künstlichen Quellung oder Verkleisterung findet eine Veränderung der ursprünglichen Organisation, eine Desorganisation statt, welche nach der Micellartheorie in einem Zerfall der grösseren Micellen in kleinere besteht. Ich habe bisher die beiden Vorgänge gewöhnlich als Imbibition und Aufquellung unterschieden."

Uebrigens scheint mir die theoretische Auffassung NÄGELIS, dass die Aufquellung in einem Zerfall der Micellen in kleinere Micellen bestehe, nicht im geringsten den durchgreifenden Unterschied der Porenquellung und Lösungsquellung zu würdigen. Die Micellen, diese nur den organisierten Substanzen eigenen Gebilde, bleiben ja auch in den gequollenen Körnern erhalten, werden nur kleiner und erhalten grössere Wasserhüllen, eine prinzipielle Aenderung der Bausteine der Stärkekörner findet also bei der Quellung nach NÄGELI nicht statt. In früheren Aussprüchen NÄGELIS tritt übrigens noch deutlicher hervor, dass er nicht erkannt hatte, welch scharfe Kluft zwischen Porenquellung und Lösungsquellung besteht. NÄGELI sagt z. B. III, S. 67: „Die Menge des Wassers, von welcher ein Stärkekorn durchdrungen ist, hängt von der Temperatur und von den Substanzen ab, welche darin gelöst sind. Von heissem Wasser, ebenso von kaltem, in welchem eine gewisse Menge von Schwefelsäure oder kaustischen Alkalien enthalten ist, zieht es beträchtlich mehr an."

Der von mir im Anfang dieses Kapitels vorgetragenen Anschauung, welche sich direkt aus den früher erkannten Thatsachen ergiebt, widerspricht keine Erscheinung, die wir bei der Quellung beobachten, mögen wir als Quellungsmittel die früher besprochenen Salzlösungen von gewöhnlicher Temperatur oder heisses Wasser benutzen. Eine Schilderung der wichtigsten Quellungserscheinungen mag dieses darthun.

Es wird am zweckmässigsten sein, wenn ich zuerst die Erscheinung schildere, welche wir bei der Lösungsquellung eines kugelförmigen, centrisch geschichteten Kornes wahrnehmen, da bei diesen Körnern die Verhältnisse am klarsten und einfachsten liegen. Für die Versuche verwendet man am besten Stärkekörner der Sorghumfrucht oder Maisfrucht. In Fig. D auf Taf. 8 habe ich die Erscheinung wiedergegeben, welche wir bei Quellung eines sich mit Jod blau färbenden Stärkekorns von Sorghum in Calciumnitratlösung beobachten. Bringt man die mit Wasser angefeuchteten Stärkekörner in die Calciumnitratlösung (10 + 14), so zeigt jedes Korn (*a*) bald eine gleichmässige radiale Strichelung (*b*), während seine Oberfläche gleichmässig fein punktiert erscheint. In der Mitte bildet sich ein kleiner Hohlraum. Die Wand des Korns wird kaum dicker; die Peripherie nimmt etwas an Umfang zu. Danach wächst die Wanddicke der so entstehenden Hohlkugel ein wenig, die Strichelung wird noch etwas deutlicher, der Umfang der Kugel nimmt stärker zu. Solange noch Strichelung zu sehen ist, zeigt das Korn noch in entsprechender Intensität das schwarze Kreuz zwischen den Nicols. Nun dehnt sich die Hohlkugel mehr und mehr aus, indem die Wand weiter nicht mehr dicker, sondern dünner wird und schliesslich die Strichelung und die Doppelbrechung verliert. In *d* ist die Wand der in der Nitratlösung zur grössten Ausdehnung gelangten Hohlkugel gezeichnet.

Digitized by Google

Die Erklärung dieses Verhaltens ist leicht gegeben. Anfangs verwandeln sich nur einzelne Trichite in Tröpfchen und drängen Trichitenbündel auseinander, die teilweise noch aus β-Amylose bestehen. Die übrig gebliebenen Trichite der β-Amylose verwandeln sich successive auch noch in Tröpfchen, so dass zuletzt nur noch die α-Amylosetrichite übrig bleiben. Durch die Entstehung der Tröpfchen dehnt sich die Blase hauptsächlich in tangentialer Richtung, während die Kugelschale in radialer Richtung nur wenig an Dicke zunimmt. Schliesslich wächst das Volumen durch den osmotischen Druck des Inhaltes der Blase, und dann tritt Dehnung der Wand ein; auch ein Abbröckeln an der Innenseite findet hier und da statt. Dass die Osmose bei der Anschwellung der Stärkekörner eine Rolle spielen kann, bemerkte schon PAYEN (II, 1836, S. 368), als er mit Natronlauge verquollene Stärkekörner in Wasser brachte; es fand dann sofort ein Aufblähen der zusammengefallenen Blasen statt. In diesem Zustande erscheint die Blase homogen, da die Tröpfchen zu klein sind, und die kleine Zahl der ungelösten Trichite unregelmässig in der Tröpfchenmasse verteilt sind; die Blase zeigt auch deshalb das Kreuz nicht mehr zwischen den Nicols. Wo ein Korn bei der Quellung zerbricht, findet eine Abnahme der Dicke nicht statt. Ganz ähnlich wie die Körner von Sorghum verhalten sich die Stärkekörner des Mais in Calciumnitratlösung.

Aehnliche Erscheinungen sieht man auch, wenn man Maisstärke in Wasser von 60° quellen lässt und langsam auf 75° erwärmt. Hier sieht man dann auch noch deutlich, dass die Schichtung oft noch lange nach dem Verschwinden der Strichelung und der doppelbrechenden Eigenschaften sichtbar bleibt, weil die Tröpfchen noch die Lagerung beibehalten, welche die Trichite besassen. Erst bei 75° werden dann gewöhnlich die Wände der Blasen fast homogen, erscheinen aber hier und da auch jetzt noch geschichtet. Behandelt man soweit als möglich bei 75° gequollene, unzerbrochene, geschichtete Blasen mit Malzauszug, so werden die Blasenwände nach und nach substanzärmer, transparenter und fast gar nicht dünner, also durch die ganze Masse hindurch gleichzeitig angegriffen, und es bleiben diejenigen Schichten, welche der Quellung am längsten widerstanden, z. B. periphere oder centrale Schichten, welche in grobe Stäbchen zerfallen waren, auch jetzt, im gequollenen Zustande, am längsten erhalten. Häufig zerbrechen einzelne Stärkekörner bei der Quellung in mehrere Kugelsegmente; dann verändert sich die Erscheinung in entsprechender Weise. — Vortrefflich eignen sich auch die Stärkekörner der Hyacinthe zum Studium dieser Thatsachen.

Die bei der Quellung zu beobachtenden Erscheinungen stehen also in vollem Einklange mit der Annahme, dass bei diesem Vorgange alle β-Amylosetrichite in zähe Tröpfchen verwandelt werden. Die Schichten werden dadurch in tangentialer Richtung bedeutend stärker quellen als in radialer, und es muss ein poröses Gerüste von Tröpfchen entstehen, von dessen Poren aus die Diastase leicht die Einzeltröpfchen angreifen kann. Das ganze Korn wird dabei zu einer Blase zähflüssiger, klebender Masse.

Im wesentlichen nimmt die langsame Quellung in Calciumnitratlösung oder Wasser denselben Verlauf auch in den flachen, excentrisch geschichteten Stärkekörnern von Canna, selbstverständlich mit den durch die excentrische Lage des Kernes, die ungleiche Dichte der oberhalb und unterhalb des Kernes liegenden Schichten und der queren Lage der grösseren Masse der

Digitized by Google

Schichten zur Längsrichtung des Kornes bedingten Abweichungen. In den Figuren P, Q, R, S, Taf. 8 habe ich die ersten Stadien der Quellung eines Stärkekornes von Canna skizziert, unter alleiniger Berücksichtigung der auffallendsten Schichten. Zuerst entsteht oben, wo der Kern liegt, ein Hohlraum; langsam schwillt die entstehende Blase an; dann quellen auch die unteren Partien des Kornes langsam. Alle Schichten zeigen die radialfaserige Struktur und quellen nur in die Breite, so dass die Schichten α und β sich nicht voneinander entfernen. Bei S ist die Blase an der Spitze zusammengefallen. Nun erlischt die radialfaserige Struktur der Schichten, und jetzt nehmen sie etwas an Dicke zu. Ist die Quellung in der Calciumnitratlösung vollendet, so hat der Querdurchmesser des Kornes sich ungefähr um das Dreifache vergrössert, und das letztere hat sich in eine zusammengefallene Blase mit einseitig excentrisch verdickter Wand verwandelt. Dass die Schichten sich anfangs nicht voneinander entfernen, liegt wohl darin begründet, dass die Trichite in der Längsrichtung des Kornes direkt zusammenhängen; wenn der Zusammenhang gelöst ist, kann Verdickung der Schichten eintreten.

NÄGELI (III, S. 76) hat Quellungsversuche mit einem Stärkekorn von Canna, unter Anwendung von Kalilauge angestellt. Das benutzte Stärkekorn war ein solches mit seitlich geöffneten Schichten (Taf. XIII, Fig. 27 A und B). NÄGELI mass die Breitenquellung der unteren Partie des Kornes und die Längsquellung von der Basis bis zum Kern. Er fand, dass sich die Länge von 1 auf 1,6, die Breite von 1 : 11 vergrösserte, so dass also die Schichten sich sechsmal stärker verbreitert als verlängert hatten. Ein derartiges Verhältnis würde ungefähr zustande kommen, wenn die Stäbchen sechsmal so lang als breit gewesen wären und aus jedem Stäbchen eine Kugel entstanden wäre, deren Durchmesser sich zur Länge des Stäbchens sich wie 1 : 1,6 verhalten hätte. Wahrscheinlich ist durch die Kalilauge eine vollkommene Verquellung aller Stäbchen durchgeführt worden, was bei Anwendung von Calciumnitrat vielleicht nicht der Fall war. Bei Stärkekörnern von Curcuma Zedoaria fand NÄGELI (S. 71) die Breitenzunahme 4,8- bis 8-mal so gross als die Längszunahme.

NÄGELI (III, S. 104) beschreibt auch die Quellung der Stärkekörner der Kartoffelknolle in Kalilauge, setzt das Grösserwerden der ganzen verquollenen Blase auch teilweise auf Rechnung der Endosmose und schildert ebenfalls die Einstülpung am oberen Ende. Merkwürdigerweise spricht er verschiedentlich von „Auflösung" der Wand der Stärkekörner in Kalilauge und Wasser.

Die Körner der Kartoffelstärke besitzen, da sie gewöhnlich nach dem Beginne der Ruheperiode gesammelt werden, einen peripheren Komplex sehr dichter Schichten, während die inneren Schichten oft sehr locker sind. Erwärmt man solche Kartoffelstärkekörner in Wasser sehr langsam auf 55°, so sieht man im Initialpunkte der meisten Stärkekörner als Resultat einer sehr geringen Dehnung der Masse eine kleine Kernhöhle auftreten. Die tangentiale Dehnung der Schichten, welche die Kernhöhle zu Wege bringt, ist wahrscheinlich nur durch die Entstehung einzelner Tröpfchen von amylosiger Wasserlösung bedingt, da die Volumenvergrösserung der festen Trichite, die infolge von Lösung des Wassers in den Kryställchen stattfinden könnte, doch zu klein sein würde, um die Poren des Kornes auszufüllen. Erwärmt man weiter, so sieht man, dass bei 60° in allen Stärkekörnern Kernhöhlen auftreten, und dass einzelne Stärke-

Digitized by Google

körner sich in Blasen verwandeln. Zwischen 60° bis 65° nimmt die Zahl derjenigen Körner, bei welchen die obere Partie zur Blase wurde, zu, mehr und mehr auch die der ganz in Blasen verwandelten Individuen, so dass bei 65° wohl $^2/_3$ aller Körner in letzterem Zustande sind und nur wenige noch eine Kernhöhle zeigen. Bei 75° sind fast alle Stärkekörner völlig verquollen, nur vereinzelte zeigen noch eine radiale Strichelung der Blasenwand.

Verfolgt man ein einzelnes Korn, so findet man, dass bei 55°, wenn die Kernhöhle auftritt, noch keine messbare Volumenzunahme des Kornes zu konstatieren ist. Infolge der Entstehung mehr oder weniger zahlreicher Tröpfchen aus den Trichiten bei Temperaturen über 55° entsteht aber ein innerer Druck, welchem die äusseren dichteren Schichten Widerstand leisten. Ist dieser Widerstand, unter Entstehung zahlreicher kleiner Risse in den Schichten, gebrochen, so beginnt plötzlich die Volumenvergrösserung. In der Regel also sieht man zwischen 65° bis 70° die für Canna beschriebenen Quellungserscheinungen sich abspielen. Selbst wenn die entstandene Blase in keinem Punkte mehr doppelbrechend ist, schreitet dann bei stärkerer Erwärmung die Volumenzunahme infolge von Aufnahme neuer Wassermengen in die Tröpfchen und infolge osmotischer Dehnung der Blase noch fort. Deutlich kann man dabei beobachten, dass bei langsamer Steigerung der Temperatur des Wassers, bei einer gewissen Temperatur (z. B. 60°) eine geringere Anzahl der Stärkekörner verquillt, als wenn man die Stärkekörner schnell mit Wasser auf dieselbe Temperatur erhitzt.

Erhitzt man verschiedene Stärkesorten in Wasser, welches man langsam erwärmt, so bemerkt man, dass manche Stärkesorten im allgemeinen bei niederer Temperatur Veränderungen infolge der Lösungsquellung zu zeigen beginnen als andere. Da aber, wie wir sahen, die verschiedenen Individuen ein und derselben Stärkesorte sich mehr oder weniger verschieden verhalten, so sind die in Rede stehenden Unterschiede zwischen den verschiedenen Stärkesorten schwer festzulegen. Dazu kommt, dass die Quellungserscheinungen bei den verschiedenen Stärkesorten recht verschiedenartige Form annehmen und nicht ohne weiteres vergleichbar sind. Eingehende Versuche über die Quellung der Stärkekörner in Wasser, bei verschiedenen Temperaturen hat Ed. Lippmann (I) gemacht. Er brachte Stärkekörner in ein Becherglas, erwärmte dieses im Wasserbade und untersuchte die Stärkekörner dann zwischen je 1—2,5° Steigung der Temperatur. Um einige Beispiele herauszugreifen, bemerkte er „den Beginn des deutlichen Aufquellens einzelner Körner" für Gerstenstärke bei 37,5°; Kartoffelstärke 46,2°; Maisstärke 50°; Weizenstärke 50°; Reisstärke 53,7°; Arowroot 66,2°.

Den Beginn der Verkleisterung, bei welchem „einzelne Körner nicht nur geplatzt, sondern auch in eine formlose Masse übergegangen sind", fand er für Gerstenstärke bei 57,5°; Kartoffelstärke 58,7°; Maisstärke 55°; Weizenstärke 65°; Reisstärke 58,7°; Arowroot 66,2°. Jener Wärmegrad, bei welchem die grösste Mehrzahl der Stärkekörner innerhalb einiger Minuten in Kleister übergeht, „der Punkt der völligen Verkleisterung", liegt nach Lippmann: für Gerstenstärke bei 62,5°; Kartoffelstärke 62,5°; Maisstärke 62,5°; Weizenstärke 67,5°; Reisstärke 61,2°; Arowroot 62,5°. Andere Autoren geben, wie bei der Unmöglichkeit, eine richtige Definition für die verschiedenen Stufen des Quellungsvorganges zu geben, leicht verständlich, andere Temperaturen an. Nach Dafert verkleistert z. B. Reisstärke bei 73°.

Digitized by Google

Aehnliche Unterschiede fand auch SCHÄR (I) bei Behandlung von verschiedenen Stärkensorten mit Salzsäure von 1,09 sp. Gew. (18 Proz. HCl). Weizenstärke verquoll darin nicht. Von 7 Sorten Arowroot verquollen darin 3, 4 blieben unverändert.

Diese Unterschiede zwischen den verschiedenen Stärkekörnern beruhen wahrscheinlich hauptsächlich auf dem mehr oder weniger festen Zusammenhang, den die Trichite der festesten Schichten untereinander besitzen, welcher allerdings wesentlich mit bedingt sein könnte von der Menge der α-Amylosetrichite, die eine Schicht enthält. Es könnte ferner auch die relative Weite der Poren von Bedeutung sein, d. h. der Abstand der Trichite voneinander, denn es würde eine Volumenvergrösserung erst dann eintreten können, wenn die Zwischenräume zwischen den Trichiten durch die Tröpfchen ausgefüllt wären. Deshalb kann auch die Einlagerung von Amylodextrintrichiten event. die Quellungstemperatur hinaufdrücken.

Die Weizenstärkekörner sind im allgemeinen in allen Schichten gleichmässiger gebaut als die Kartoffelstärkekörner, ihre Quellung ist nicht so sehr abhängig von besonders dichten Schichten. Obgleich die Weizenstärkekörner im allgemeinen weniger locker gebaut sind als die Kartoffelstärkekörner, wie aus der Menge des von der Weizenstärke aufgenommenen Glycerins hervorgeht, lehrt doch die leichte Spaltbarkeit der Weizenstärkekörner, dass ihre Trichite weniger fest gefügt sind. Bei Behandlung der Weizenstärke mit Fermenten zeigen sich Erscheinungen, welche beweisen, dass dieselbe arm an α-Amylose ist. Erwärmt man selbstgewonnene, reine Weizenstärkekörner mit Wasser auf dem Objektträger bis zu 55°—57°, so verändern sie ihr Volumen nicht, ganz plötzlich tritt dann bei dieser Temperatur eine Kernhöhle hervor, es treten sofort Risse auf, und die Körner verwandeln sich in eine radialfaserige Blase, deren Struktur und schwache Doppelbrechung meist erst bei 64° schwindet. Dann ist der Durchmesser des Kornes etwa um $^1/_3$ gewachsen. Erhitzt man reine Weizenstärke mehrere Stunden auf 51°, so treten in einzelnen Körnern schon geringe Merkmale der beginnenden Quellung auf, bei niedrigerer Temperatur nicht. Bei 51° scheint also die β-Amylose, vielleicht der zartesten Trichite, so viel Wasser zu lösen, dass sie in den zähflüssigen Zustand übergeht. Ein kurzes Erwärmen auf 55° genügt dann bei der Weizenstärke, um so viele Trichite in Tröpfchen zu verwandeln, dass die Sprengung der Schichten eingeleitet wird.

Die Arowrootstärkekörner besitzen dagegen sehr dichte Schichten, welche reich an α-Amylose und anscheinend schwer spaltbar sind. In Wasser von 60° verquillt dementsprechend fast noch kein Korn des Arowroot. Bei 64° tritt häufig bald Rissbildung ein, bei 68—75° vollkommene Verquellung der meisten Körner.

Jetzt können wir auch verstehen, wie der sogenannte Kleister gebaut ist. Der Kleister, die zähe, zum Kleben benutzte Masse, entsteht nur, wenn man eine genügende Menge von Stärkekörnern so verquellen lässt, dass Blasen aus den Stärkekörnern entstehen, die miteinander verkleben. Die Verschiedenheiten, welche man bei der Darstellung von Kleister aus verschiedenen Stärkesorten beobachtet, beruht auf der Grösse der Stärkekörner und auf dem resultierenden Bau der Blasen. Dieser Bau ist nicht nur abhängig von dem Bau,

Digitized by Google

sondern auch von der Zusammensetzung der Sphärokrystalle. Wenn ein Stärkekorn z. B. Amylodextrintrichite enthält, so werden diese herausgelöst, und die entstehende Blase wird locker und substanzarm. Diese Thatsache tritt bei dem Vergleiche der Quellungsblasen der „roten" und „blauen" Sorghumstärkekörner besonders schön hervor. In Fig. F und C, Taf. 8, sind zwei gleich grosse Körner dieser Stärken, auf gleicher Stufe der Quellung befindlich, abgebildet. Das an Amylodextrin reiche Stärkekorn F ist schon ganz transparent, ganz schwach lichtbrechend, geworden, während C noch viel substanzreicher erscheint.

Leicht verständlich ist es, dass eingetrockneter Kleister porös bleibt. Lässt man Arowroot- oder Kartoffelstärkekörner verquellen und trocknet den so entstehenden Kleister bei 100° schnell völlig ein, so erhält man eine harte, brüchige, völlig transparente Lamelle, welche in kaltem Wasser wie ein Schwamm, allerdings nicht stark, aufquillt und dabei weiss und undurchsichtig wird. Die aus eingetrockneten Tröpfchen bestehende Lamelle lässt sich durch langes Schütteln mit heissem Wasser wieder in unsichtbare Tröpfchen zerteilen.

Ob und wie weit die in diesem Kapitel ausgesprochene Theorie der Quellung auch auf andere Quellungsprozesse übertragbar ist, will ich nicht erörtern, obgleich ein Eingehen auf die Arbeiten von Franz Hofmeister (I und II) und Reinke (Botanische Abhandlungen aus dem Gebiete der Morphologie und Physiologie von Hanstein, Bonn 1879, IV. Bd., I. Heft: Untersuchungen über die Quellung einiger vegetabilischer Substanzen), sowie anderer Physiologen und die Betrachtung der Quellung der Cellulosemembranen und Krystalloide manches Interessante für uns bieten würde.

H. Geschichte und Kritik der bisher ausgesprochenen Anschauungen über die Struktur und das Wachstum der Stärkekörner.

Wenn ich in den vorhergehenden Kapiteln den Versuch gemacht habe, die wichtigsten Grundlagen meiner Anschauungen über die Chemie, den Bau und teilweise auch das Wachstum der Stärkekörner darzulegen und meine auf diesen Grundlagen gewonnenen Vorstellungen zu schildern, möchte ich in diesem Kapitel mit allen mir bekannt gewordenen anderen Anschauungen, welche das in Rede stehende Thema betreffen, kritisch abrechnen. Vorzüglich gilt es dabei, die Grundlagen und den Inhalt der Theorie Nägelis zu beleuchten und nachzuweisen, dass diese Theorie des Intussusceptionswachstums der Stärkekörner ein durch keine Thatsache geforderter, völlig unbewiesener, komplizierter Hypothesenkomplex ist, der sogar naturwissenschaftlich unzulässig genannt werden darf.

Die erste auf eine grosse Reihe von Beobachtungen gestützte Theorie über die Struktur und das Wachstum der Stärkekörner rührt von Nägeli her. Was vor Nägeli über die Stärkekörner geschrieben wurde, ist bezüglich der theoretischen Vorstellungen teilweise richtiger als die Anschauung Nägelis, aber es fehlt diesen Vorarbeiten an genügender Durcharbeitung, so dass sie für die Geschichte der Theorie wenig Bedeutung erlangten. Nägeli selbst (III, S. 215) giebt uns einen kurzen Ueberblick über die Arbeiten seiner Vorgänger mit folgen-

Digitized by Google

den Worten: „Ueber Entstehung und Wachstum der Stärkekörner standen sich, wenn wir von der früheren Hypothese, das Korn bestehe aus einer mit Flüssigkeit gefüllten Blase, absehen, in neuerer Zeit zwei Ansichten diametral gegenüber. Nach der einen bildet sich zuerst der Kern, und alles Wachstum geschieht durch Anlagerung auf der Aussenfläche, so dass also je die äusserste Schicht die jüngste wäre. Nach der anderen Ansicht entsteht zuerst die äusserste Schicht, die als Membran bezeichnet wurde, und es lagern sich die neuen Schichten auf der inneren Fläche des hohlen Kornes an, so dass also immer die innerste Substanz die neueste Bildung wäre.

Die erstere Ansicht rührt von FRITZSCHE her (POGGENDORFFS Annal. XXXII, 132, 1834). Ihr traten manche Pflanzenphysiologen mehr oder weniger entschieden bei, so z. B. TREVIRANUS (Phys. der Gewächse II, 23), LINDLEY (Introduct. to Bot., 3. Ed. 44), SCHLEIDEN (Grundzüge III. Aufl. I, 187), A. BRAUN (Verjüngung, pag. 212), SCHACHT (Lehrbuch der Anat. und Phys. der Gewächse I, 58), H. CRÜGER (I, 41), UNGER (Anat. u. Phys. d. Pflanzen, 115). Diese Annahme setzt voraus, dass das Stärkekorn solid sei, was auch von FRITZSCHE ausgesprochen wurde. SCHLEIDEN dagegen (l. c. pag. 177) betrachtet den Kern als einen hohlen Raum, was mit der Entstehungs- und Wachstumstheorie einen unlöslichen Widerspruch bildet.

Diese zweite Ansicht (dass die Bildung des Stärkekorns von aussen nach innen erfolge) wurde zuerst von PAYEN (Ann. sc. nat. 1838, II, 124) in der eigentümlichen Form ausgesprochen, das kleine, kugelige Stärkekorn nehme die lösliche Stärke nur an einem Punkte (seltener an 2 oder 3) auf, welcher sich zu einer trichterförmigen Oeffnung ausbilde. Durch dieselbe trete fortwährend Substanz ein und bilde neue Schichten im Innern, wodurch die schon vorhandenen Schichten ausgedehnt werden. Die Unmöglichkeit einer solchen Annahme ergiebt sich indes sogleich aus dem Bau des Stärkekorns, welchem ein trichterförmiger, ins Innere führender Kanal ohne Ausnahme, sowohl im natürlichen Zustande als bei irgend einer künstlichen Behandlung, mangelt.

MÜNTER (Bot. Zeit. 1845, pag. 197) kam zu dem Schlusse, dass die Anlagerung der Schichten beim einzelnen Stärkekorn nicht von aussen geschehen könne und vermutete, dass für die zusammengesetzten Körner ein dem Zellenbildungsprozess ähnlicher Vorgang anzunehmen sei. WALPERS (Bot. Zeit. 1851, pag. 339) folgte dieser Ansicht. — REISSEK (Flora 1847, pag. 13) erklärte die Amylumkörner als besondere, wenig ausgebildete Zellen, da dieselben durch Metamorphose hohl und blasenförmig werden können, und da sie zuweilen auch schon im normalen Zustande eine deutliche Membran und eine Füllungsmasse erkennen lassen. — Ich selber (Zeitschr. f. w. Bot. 1847, pag. 117) nahm an, die Stärkekörner seien bläschenförmige Gebilde mit einer aus Cellulose bestehenden Membran und aus Stärke gebildeten Verdickungsschichten, welche wie die Verdickungen der Zellmembran bei der Entstehung von aussen nach innen aufeinander folgen; — die zusammengesetzten Körner seien aus mehreren einfachen Körnern verschmolzen, die zusammen in einem Chlorophyll- oder Schleimbläschen sich gebildet und durch gegenseitigen Druck abgeplattet haben. — Eine ähnliche Theorie sprach KÜTZING aus (Grundzüge der philos. Bot. I, 263); Bildung und Wachstum der Stärkekörner komme ganz mit Zellbildung und

Digitized by Google

Zellenwachstum überein; der Zellkern sei dort durch ein Luftbläschen und die Zellwand durch Amylsubstanz vertreten. — HARTIG (Bot. Zeit. 1855, pag. 905) vergleicht die Bildung des Stärkekorns ebenfalls mit derjenigen der Zellwand."

NÄGELIS neue Anschauung über die Struktur und das Wachstum der Stärkekörner, die in seinem grossen Stärkewerke (III) 1858 niedergelegt ist, gewann über alle früheren Theorien den Sieg und hat bis zum Jahre 1880, bis zum Erscheinen von SCHIMPERS eine Epoche in unserer Frage einleitender, vortrefflicher Arbeit (I) „Untersuchungen über die Entstehung des Stärkekorns" die unbedingte Oberhand behalten. Sie beherrscht auch noch heute die Meinung der meisten Lehrbuchschreiber und Forscher ganz oder zum Teil.

NÄGELIS Theorie über den molekularen Bau und das Wachstum der Stärkekörner, die von den Botanikern mehr oder weniger auf Bau und Wachstum aller organisierten Gebilde, auf die Organismen im allgemeinen, übertragen wurde, ist von NÄGELI zur Erklärung eines gar nicht bei den Stärkekörnern vorkommenden Wachstumsvorganges, des Wachstums durch Einlagerung, erfunden worden.

NÄGELI machte eine Reihe von, wie wir später sehen werden, unrichtigen Beobachtungen, welche ihn in ihrer Gesamtheit zu einer unrichtigen Anschauung zwangen, die er (III, S. 213) mit folgenden Worten formuliert: „Alles Wachstum (der Stärkekörner) geschieht durch Einlagerung in das Innere der Substanz und nimmt von der Oberfläche nach der Mitte hin in gesteigerter Progression zu; Apposition von aussen findet keine statt. Die Substanz ist anfänglich homogen und wird durch Strukturänderungen geschichtet; durch Neubildung im Innern entstehen die halbzusammengesetzten und viele zusammengesetzte Körner".

Die Gründe, welche NÄGELI zu dieser unrichtigen Anschauung veranlassten, teilt er auf Seite 213—216 mit; es sind die folgenden, die ich, um sie später bei der Widerlegung leichter namhaft machen zu können, mit Zahlen bezeichnen will:

1) Alle Körner sind stets solid.

2) Bei einigen Stärkearten haben die jungen Körner konstant eine andere Gestalt als die eingeschlossenen Schichten der älteren.

3) Es giebt Schichtenkomplexe im Innern grosser Körner, welche frei, als selbständige Körner, gar nicht vorkommen.

4) In keinem Entwickelungsstadium liegt je eine weiche Schicht an der Oberfläche, sondern das wachsende Korn hat immer eine dichte Rinde.

5) Junge Körner bleiben zuweilen bis zu einer gewissen Grösse vollkommen homogen, und dann werden im Innern Schichten sichtbar. In anderen, die früher ebenfalls strukturlos waren, treten eingeschlossene Teilkörner auf, wodurch sie sich in halbzusammengesetzte verwandeln.

6) Die Entstehungsweise der zusammengesetzten Körner, welche nicht innerhalb von Bläschen sich bilden, durch Zusammenlagerung von einfachen Körnern ist undenkbar, da in der Flüssigkeit, in welcher sie sich befinden, die sie aneinander pressende Kraft mangelt, und da die abgerundete Oberfläche der meisten zusammengesetzten Körner keine Spur eines solchen äusseren Druckes zeigt, indes die Teilkörner scharfe Ecken und Kanten nebst ebenen Flächen besitzen.

Digitized by Google

7) Dass freischwimmende Körner auf der einen Seite bis auf 70mal mehr Substanz auflagern als auf der gegenüberliegenden, ist unerklärlich, wenn man annimmt, dass zuerst der Kern entstehe und dann Schicht auf Schicht gelagert werde.

8) Einzelne Doppelkörner können, während die äusseren Radien der beiden Teilkörner nicht merklich zunehmen, die Halbmesser (Fig. 12 *e* auf Taf. XXIV) der aneinander anstossenden Seiten bis auf das 10- und 12fache vergrössern.

9) An halbzusammengesetzten Körnern, welche zwei Teilkörner einschliessen, wird die umhüllende Substanz, wenn sie schon sehr früh bedeutend dünn ist, nicht mehr dicker. Die darin enthaltenen Teilkörner können dagegen so sehr anwachsen, dass sie in linearer Richtung die umschliessende Substanz um das 10—20fache übertreffen. An den beiden eingeschlossenen Teilkörnern wächst, wenn dieselben excentrisch geschichtet sind, die innere nach dem Mittelpunkt des ganzen Kornes zugekehrte Seite bedeutend mehr als die übrigen Seiten.

Die von NÄGELI aufgestellten Behauptungen, welche die Anschauung in ihm erzeugten, dass die Stärkekörner nur durch Einlagerung von Substanz in die Substanz hinein, nicht durch Anlagerung von neuer Substanz an die Peripherie wachsen, sind, wie gesagt, unrichtig.

Die Meinung, welche NÄGELI auf Grund ungenauer Beobachtung gewonnen hatte, veranlasste ihn nun zur Erfindung eines molekularphysikalischen Phantasiegemäldes von dem Baue und dem Wachstum der Stärkekörner, welches dazu dienen sollte, den gar nicht existierenden Vorgang zu erklären. Ich gebrauchte den etwas auffallenden Namen „molekularphysikalisches Phantasiegemälde" sowie das gleich zu benutzende Wort „Wachstumsgeschichte" nicht etwa in spöttischer Absicht, vielmehr will ich durch diese Ausdrücke die sogenannte Theorie NÄGELIS kritisch kennzeichnen.

Es ist NÄGELI nur dadurch möglich geworden, die „Wachstumsgeschichte" der Stärkekörner so zu gestalten, dass sie logisch möglich erschien, dass er eine besondere Art Moleküle, kleinster Massenteilchen, schuf, mit Eigenschaften, welche den Molekülen bis dahin in der Physik und Chemie noch nicht zugesprochen waren, dass er ferner nicht eine einzige, sondern eine ganze Reihe willkürlicher Voraussetzungen machte, die er an jede neue Erscheinung, welche er im Laufe der Beobachtungen sah, wieder anpasste.

Die in Rede stehende Theorie NÄGELIS ist also vorzüglich in seinem wichtigen Werke über die Stärkekörner (III) enthalten, welches reich an neuen Beobachtungen ist und bei jeder neuen Forschung auf diesem Gebiete wieder berücksichtigt werden muss. Vorzüglich im Kapitel IX und X finden wir die Theorie dargestellt, unvollkommen und noch Widersprüche in sich enthaltend im Kapitel IX und früheren Kapiteln, teilweise logisch weiter entwickelt und teilweise besser zugestutzt im Kapitel X.

Eine kleine Aenderung fand die Theorie noch 1862 (NÄGELI VIII) und 1863 (NÄGELI IV und V). Berücksichtigt man alles, was in den vielen Kapitelabschnitten des grossen Werkes und in den Nachträgen steht, so lässt sich die Vorstellung, die sich NÄGELI über Bau und Wachstum der Stärkekörner schliesslich gebildet hatte, folgendermassen schildern.

Digitized by Google

Die von ihm gedachten Elementarbestandteile der Stärkekörner bezeichnete NÄGELI anfangs (III, Kap. IX) als Moleküle kurzweg, ohne auf ihre Eigenschaften näher einzugehen. Im Kapitel X bezeichnete er die kleinsten Teilchen der Stoffe als Atome, die Stärkearten danach als aus Atomen von C, H, O zusammengesetzte Atome. Diese Atome (Stärkeatome) bilden Atomgruppen, welche er als Moleküle bezeichnet, die letzten Formelemente der Stärkekörner. Später nennt NÄGELI diese Atomgruppe, dieses Elementarteilchen der Stärkekörner, welches er zu seiner Konstruktion braucht, ein Micell (IX, S. 354), da der Name Molekül später von der Chemie für einen anderen Begriff mit Beschlag belegt worden war.

Das ausgewachsene „Micell", wie wir also dieses von NÄGELI gedachte Substrat nun weiter nennen wollen, stellt sich NÄGELI im Kapitel X, S. 333 für die Zwecke der Erklärung der von ihm beobachteten Erscheinungen folgendermassen vor. Die Micellen der Stärkekörner bestehen vielleicht teilweise aus Molekülen*) von NÄGELIS Granulose, teilweise aus Molekülen von NÄGELIS Cellulose, oder es ist vielleicht jedes Micell aus beiden Molekülarten gemischt (III, S. 354); eine sichere Meinung hat sich NÄGELI nicht darüber gebildet und drückt sich deshalb so aus, dass er sagt, sie beständen aus Stärkemolekülen. Die Micellen denkt sich NÄGELI unregelmässig viereckig, längsgestreckt, an der einen Seite zugespitzt (III, Figur auf S. 362), alle verschieden gross und verschieden gestaltet; er lässt sie undurchdringlich sein und durch Anlagerung neuer Moleküle an die Oberfläche wachsen. Seite 353 und 333 sagt NÄGELI, man könne seine Micellen somit mit Rücksicht auf ihre Undurchdringlichkeit und die Aggregation ihrer Moleküle den Krystallen vergleichen, wenn er sie auch in der Formbildung von denselben abweichen liesse; später, nachdem er das optische Verhalten der Stärkekörner ins Auge gefasst hat (VIII, S. 203), beschreibt er sie direkt als „krystallinisch" und „doppelbrechend". Wenn man das „krystallinisch" so auffassen darf, dass NÄGELI den Micellen die innere Struktur von Krystallen zuschreibt, so kann man sagen, er betrachte sie nun zuletzt als unregelmässig ausgebildete, gestreckte Kryställchen.

Die Stärkekörner lässt NÄGELI nun in der Art frei in der Zellflüssigkeit heranwachsen, dass sich um ein anfangs kugeliges Micell eine konzentrische Schale noch kugeliger Micellen anlagere. Diesen durch Apposition entstandene Primärkern vergleicht NÄGELI (S. 338) noch mit einem Tropfen halbflüssiger Substanz. Die Micellen ordnen sich wegen ihrer Kugelgestalt in ihm einmal konzentrisch, dann radial an. Jedes Micell ist von einer Wasserhülle umgeben, die aussen in eine Mutterlauge übergeht, in welcher nicht Stärkemoleküle, sondern (S. 358) eine von den Stärkemolekülen chemisch verschiedene Substanz gelöst ist. Die kugeligen Micellen lässt NÄGELI nun, infolge der Strömungsrichtung der Mutterlauge, sich in der Richtung des Kugelradius unter fortgesetztem Appositionswachstum der Micellen strecken, zu den oben beschriebenen fertigen Micellen werden. Jetzt wird das gedachte Stärkekorn auch fest.

Die Mutterlauge aus der für die weitere Entwickelung der Vorstellung notwendigerweise chemisch von den Stärkemolekülen verschieden sein müssenden

*) Den Namen Molekül benutze ich von hier an in dem jetzt gebräuchlichen Sinne und übersetze auch NÄGELIS Ausdrücke in dem etwa wieder zu gebenden Originaltexte in gleicher Weise.

Digitized by Google

Muttersubstanz der Stärke umgiebt als dünne Schicht auch das Stärkekorn aussen. Die irgendwo herkommende Muttersubstanz strömt lebhaft mit dem fortwährend in den Interstitien zwischen den Micellen „wogenden und drängenden" Wasser in die Interstitien ein (S. 357). NÄGELI nimmt nun für seinen Zweck (S. 358) an, die „chemische Anziehung übertreffe die physikalische, aber sie wirke auf geringere Entfernung" und durch die durch Strömungen veranlasste hier und da eintretende zu grosse Näherung zweier Moleküle der Muttersubstanz entständen dann, indem die chemische Anziehung wirksam werde, die Stärkemoleküle. Ich will dazu bemerken, dass bis zum Jahre 1881 die Ansicht NÄGELIS eine wesentlich andere geworden ist. Jetzt (X, S. 667) ist Glykose die Muttersubstanz der Stärkekörner. Er sagt: „Die Ernährung des Stärkekorns besteht aber nicht bloss in der Aufnahme von Glykose; es muss dieselbe im Innern desselben auch in Stärke umgewandelt werden. Dazu reicht der Einfluss der Stärkemicelle nicht aus; denn die aus den Zellen herausgenommenen Stärkekörner wachsen nicht in Zuckerlösung. Die Molekularkräfte des lebenden Plasmas müssen in irgend einer Weise mitwirken, um die Glykosemicellen zwischen den Stärkemicellen unter dem Einflusse der letzteren zu Stärke zu polymerisieren. Das Plasma, welches das Stärkekorn umgiebt, übt dabei eine ähnliche Fernwirkung aus, wie das Plasma der Hefenzellen bei der Gärung des jungen Stärkekorns."

Die so in der Vorstellung NÄGELIS, nach einer besonderen Hypothese, innerhalb des Stärkekorns entstandenen Stärkemoleküle lagern sich teilweise an die Micellen einer Kugelschale an, teilweise bilden sie zwischen diesen neue, anfangs kugelige und deshalb mit einem relativ grossen Hofe reinen Wassers umgebene Micellen, welche schliesslich sich in der früher angegebenen Weise strecken.

Die neu entstehenden Micellen, ordnen sich zuerst nur zwischen die Micellen einer jeden einschichtigen Kugelschale von Micellen ein. „Die Einlagerung neuer Teilchen richtet sich nach der Anordnung der bereits vorhandenen. Schon in dem Stadium, wenn das entstehende Korn erst aus einem centralen Micell oder einer Gruppe von solchen und einer umschliessenden Schicht besteht, werden die neuen Micellen zwischen diejenigen der konzentrischen Schicht, nicht innerhalb derselben sich einlagern, weil dort die Zwischenräume grösser und die anziehenden Kräfte zwischen den Micellen geringer sind.

Die Einschiebung neuer Teilchen in die konzentrische Micellenschicht (einschichtige Kugelschale von Micellen) und das damit verbundene Flächenwachstum derselben veranlasst einen vergrösserten Abstand zwischen ihr und dem eingeschlossenen centralen Micell oder der centralen Micellgruppe und eine vermehrte Annäherung ihrer eigenen Micellen" (S. 369). In diesem so zwischen der Micellenkugelschale und der centralen Micellengruppe entstehenden Zwischenraum lässt nun NÄGELI sich neue Micellen bilden, welche zuerst von einer relativ dicken Wasserhülle umgeben sind (S. 333 und S. 345), so dass dadurch also die sich neu einschiebende Micellenmasse wasserreicher bleibt, bis die Kugeln ebenfalls in grössere gestreckte Micellen verwandelt sind. NÄGELI könnte ebenso gut annehmen, dass in dem Masse, als sich die Micellarschicht vom Centrum entfernt, die Micellen selbst in

Digitized by Google

die Länge strecken; das darf er aber nicht, da er sonst keine weichen wasserreichen Schichten erhalten würde.

Es bildet sich also so im jungen Korn nach NÄGELI „rasch im Mittelpunkte ein hohler, mit weicher Masse gefüllter Raum, der Kern." In diesem Kern müssen sich die frei entstehenden kugeligen Micellen, welche natürlich anfangs noch eine zähe Flüssigkeit bilden müssen, natürlich wieder in konzentrische Schichten ordnen und radial stellen, so dass zugleich die Schicht oder der Kern fest wird.

„Die nämlichen Prozesse wiederholen sich nun beständig in dem wachsenden Stärkekorn, und wenn sie in den allerersten Stadien noch nicht wirksam gewesen sein sollten, so müssten sie doch sicher später, sobald das junge Korn aus einigen wenigen konzentrischen Micellenschichten besteht, eintreten. Setzen wir den Fall, ein solches bestehe aus gleichgrossen kugeligen Micellen, die Kräfte seien überall im Gleichgewichte und es bestehen nirgends Spannungen. Die von aussen eindringende Lösung wird zunächst die Micellen vergrössern und dabei teils in radialer Richtung verlängern, teils in der tangentialen Richtung etwas polygon ausbilden. Die äusseren Micellen wachsen rascher als die inneren, weil sie von einer konzentrierten Lösung ernährt werden. Die Folge davon ist eine positive Spannung zwischen den äusseren, eine negative zwischen den inneren Micellen.

Die in Bewegung befindlichen Substanzatome (Muttersubstanzmoleküle) der das junge Korn durchdringenden Lösung dienen aber nicht bloss dazu, die Teilchen (Micellen) zu vergrössern, sondern es werden auch da und dort zwei oder mehrere sich miteinander vereinigen und Anfänge von neuen Micellen bilden. Die letzteren werden von der Strömung fortgerissen und setzen sich da fest, wo die langsame Bewegung sie nicht weiter zu führen vermag. Die Einlagerung der Teilchen geschieht also zunächst in die Fläche der Micellarschichten, weil die Interstitien zwischen den Micellen einer Schicht grösser sind als diejenigen zwischen den Schichten, und weil in entsprechendem Masse dort die Strömung langsamer ist. Jedes neue Micell umhüllt sich mit einer Wasseratmosphäre und drängt, sowie es sich vergrössert, die umliegenden Micellen auseinander.

Durch das Flächenwachstum der Micellarschichten treten die Spannungen ein, welche ich früher erörtert habe (S. 300 ff.). In den äusseren Schichten mit positiver Spannung sind die Micellen einander näher gerückt, in den inneren sind sie weiter voneinander entfernt, als es das Gleichgewicht ihrer Kräfte erfordern würde. Die Einlagerung in die Fläche der Micellarschichten wird fortdauern, bis die Spannung zwei derselben so weit voneinander entfernt, die Micellarinterstitien zwischen ihnen so sehr erweitert und die Strömung darin verlangsamt hat, um ihrerseits die Einlagerung von neuen Micelllen und somit die Einschiebung einer vollständigen und teilweisen Micellarschicht zu gestatten" (S. 370). Auf diese Weise würde NÄGELI ein Korn erhalten, welches abwechselnd aus je einer dichten älteren und einer jüngeren, aus einer einfachen Schicht von Micellen bestehenden Kugelschale bestände. Die Schichten könnten dann nur durch die Differenz der Länge und Dicke der einzelnen Micellen markiert sein, wobei NÄGELI die Micellen recht gross annehmen müsste. NÄGELI will das aber nicht, lässt also das Reissen anscheinend nicht zwischen allen Schichten eintreten, oder er lässt wohl eigentlich dieses Reissen einmal

Digitized by Google

eine Zeitlang nicht sichtbar werden, dann mit elementarer Gewalt hervortreten.

Wir sehen das, wenn wir die Vorstellung NÄGELIS über die Entstehung der Schichten noch weiter verfolgen. S. 339 sagt NÄGELI: „Die vermehrte Einlagerung von Micellen im Innern muss nach und nach daselbst einen merklich grösseren Wassergehalt hervorrufen. Indes bleibt das junge Korn, bis es eine gewisse Grösse erreicht hat, noch ziemlich dicht, da die neu eingelagerten Micellen rasch anwachsen; dies wird möglich durch den verhältnismässig bedeutenden Zufluss von dichter Lösung (der Muttersubstanz) und durch die günstigen Strömungen, welche in den engen Interstitien der dichten Substanz immer eine gewisse Intensität besitzen. Wenn aber das Korn eine bestimmte Grösse überschreitet, so werden durch die vermehrte Spannung die Interstitialräume zunächst am Schichtencentrum so sehr erweitert, und die Micellen durch die dahin dringende verdünntere Lösung so wenig vergrössert, dass die langsame Strömung daselbst eine ungehemmte Einlagerung neuer Teilchen gestattet. Es scheidet sich dadurch die weiche Kernmasse aus."

Jetzt hat NÄGELI eine dicke, aus mehreren Micellenschichten bestehende konzentrische Schale, mit welcher er weiter arbeiten kann. Er sagt: „In den dichten Schichten findet der nämliche Vorgang statt wie in dem jungen Korn. Die dichtere Lösung, welche sie anziehen, und die lebhafteren Strömungen in den engeren Interstitialkanälen verursachen die rasche Vergrösserung und Ausbildung der neu eingelagerten Micellen. Diese Einlagerung ist aber in der Mitte wegen der vermehrten negativen Spannung häufiger; daher nimmt dort auch der Wassergehalt zu. Zuletzt werden in den erweiterten Interstitien der Mittelfläche wegen der langsameren Strömung so viel neue Micellen eingelagert und dieselben von der verdünnteren und träger sich bewegenden Lösung so wenig vergrössert, dass sie eine unterscheidbare weiche Masse in Gestalt einer spaltenförmigen Schicht darstellen.

Der weiche Kern und die weichen Schichten dehnen sich rasch aus. Sie sind von einer weniger konzentrierten Flüssigkeit durchdrungen, weil die dichten Schichten die Substanzatome stärker anziehen. Wenn sie aber eine bestimmte Ausdehnung erreicht haben, so sammelt sich in ihrer Mitte, wohin die Molekularanziehung der dichten Substanz nicht mehr reicht, eine etwas dichtere Lösung, welche die Micellen mehr vergrössert, als es in den übrigen weichen Massen der Fall ist. Die Verdichtung in jener Partie geht nun rasch vorwärts, weil die beginnende Vergrösserung sogleich eine etwelche Verengerung der Interstitien, damit eine etwas schnellere Strömung und infolge derselben ein beschleunigtes Wachstum der Micellen und eine verminderte Einlagerung neuer nach sich zieht. Mitten in der weichen Schicht tritt in dieser Weise eine dichte Schicht auf; und der weiche Kern verdichtet seine centrale Partie oder teilt sich durch eine dichte konzentrische Schicht. Wie bei dem Beginne des Kornes aus einer Gruppe von Micellen die erste konzentrische Micellarschicht entsteht, bildet sich in gleicher Weise späterhin fortwährend aus der centralen Micellargruppe die innerste konzentrische Schicht."

In dieser Weise hat NÄGELI in seinem Geiste ein einfaches, kugeliges, konzentrisches Stärkekorn heranwachsen lassen, dessen gedachter **fertiger** Bau mit den Haupteigenschaften der fertigen Stärkekörner ungefähr im Einklang

Digitized by Google

steht. NÄGELI hatte die Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner nicht beobachtet, wohl aber den Bau und die Eigenschaften der fertigen Stärkekörner untersucht; es ist daher kein Wunder, dass die Entwickelungsgeschichte des Stärkekorns, die NÄGELI erdichtet hat, wie wir später sehen werden, vollkommen unrichtig ist, während die NÄGELI'sche Auffassung der Struktur des fertigen Stärkekorns manches Richtige enthält. Vorzüglich war die Betonung der Porosität und die Betonung des verschiedenen Wassergehaltes der Schichtung ein entschiedener Fortschritt gegenüber der älteren Anschauung, welche annahm, dass die Schichten im grossen und ganzen homogen und gleichartig seien und die dunklen Streifen nur durch lufthaltige Zwischenräume hervorgerufen würden. Würde NÄGELI in gleicher Weise, wie er sie für ein monarches, kugelförmiges, konzentrisch geschichtetes Korn durchgeführt hat, die Entwickelungsgeschichte eines diarchen bis polyarchen Kornes und der excentrischen und unregelmässigen Körner haben schildern wollen, so würde das ihm wohl trotz aller Phantasie nicht für die etwas komplizierteren der vorkommenden Fälle gelungen sein.

NÄGELI giebt einige allgemein gehaltene, weitere neue Hypothesen für diese Erscheinungen. Ueber die Ursache des exzentrischen Wachstums sagt er: „Die Ursache davon ist in der (von der früher angenommenen abweichenden) Anordnung der Micellen zu suchen; da die letztere die Art der Einlagerung bedingt, so bleibt auch die Ursache in gleicher Weise wirksam, und es steigern sich die Ungleichheiten der Radien fortwährend" (S. 292).

Bei der Erklärung der Entstehung zweier neuer Schichtencentren innerhalb eines schon grossen monarchen, konzentrisch geschichteten Stärkekorns, also bei der Erklärung der Entstehung di- bis polyarcher Stärkekörner, kommt NÄGELI kaum mit der Annahme einer von vornherein im jungen Korne gegebenen Anlage aus, die ja nur in Form einer Grössenverschiedenheit oder Lagerungsverschiedenheit der kugelförmigen Micellen der jungen Körner gegeben sein könnte oder sich nur in ähnlicher Weise später in den Micellenschichten des Kornes, durch irgend eine gedachte Ursache, einrichten liesse. Er muss geradezu ein inneres Bestreben als einen neuen erklärenden Faktor in den Hypothesenkomplex einführen.

Wie es im Grunde mit dieser Erklärung bestellt ist, lässt sich aus dem unklaren Texte des Kapitels IX kaum erkennen*), leicht aber aus folgenden Sätzen NÄGELIS. Seite 340 sagt NÄGELI: „Die Ursache der spezifischen Verschiedenheiten der einfachen und zusammengesetzten Stärkekörner müssen in der Natur (Gestalt und Grösse) der Micelle selbst begründet sein, welche ihrerseits eine verschiedenartige Zusammenordnung zu den primären Micellarkomplexen notwendig bedingt." Auf S. 324 sucht er sich auf Grundlage seiner früheren Hypothesen die Entstehung eines diarchen Stärkekorns zu denken. Er sagt: „Der kugelige Kern, sowie die innerste Partie der verlängerten und zusammengedrückten Kerne besteht wahrscheinlich bis auf eine zentrale Gruppe von kleinsten Teilchen aus konzentrischen Micellarschichten. Das Auftreten

*) SCHIMPER (IV, S. 218) bezeichnet diese Stellen ebenfalls als unverständlich. Wenn NÄGELI (X, S. 639) dazu sagt, es werde ihm doch sonst nicht gerade Unklarheit vorgeworfen, und er bemühe sich, ehe er veröffentliche, über die betreffende Sache völlig ins Reine zu kommen, so ist das schon recht, aber es hatte wohl NÄGELI nicht daran gedacht, dass in diesem Falle das Buch gedruckt wurde, während Beobachtungen und Redaktion im vollen Flusse waren.

Digitized by Google

zweier Kerne an dieser Stelle liesse sich auf zweierlei Art denken." Nachdem er die erste Möglichkeit verworfen hat, welche von ihm denkbar ist, sagt er weiter: „Viel wahrscheinlicher ist es, dass die Bildung innerhalb der innersten konzentrischen Micellarschichten vor sich geht. Dort befindet sich eine Gruppe kleinster Teilchen, welche unter normalen Verhältnissen durch Einlagerung neuer Teilchen fortwährend ihre äussere Partie als konzentrische Micellarschicht und ihre innere als neue centrale Gruppe abscheidet. In ihr **mag** aber durch die Anordnung der Micellen das Bestreben vorhanden sein, sich in 2 Gruppen zu teilen. Die Micellarkräfte würden (d. h. mögen) nämlich nicht bloss um den gemeinschaftlichen Mittelpunkt, sondern noch um 2 Punkte ausserhalb desselben gruppiert sein. Unter günstigen Umständen mögen die beiden letzteren Summen von Kräften die erstere einmal überwiegen. Dann bilden sich statt einer konzentrischen zwei exzentrische kugelige Micellarschichten, die sich vielleicht schneiden und daher noch unvollständig sind. In letzterem Falle werden sie zusammen eine ovale, in der Mitte mehr oder weniger eingeschnürte Schicht darstellen, welche eine zentrale Micellargruppe von gleicher Gestalt einschliesst. Aus der letzteren bildet sich wieder eine Micellarschicht und eine Gruppe, die beide tiefer eingeschnürt sind, und so weiter, bis beide in getrennte Kugeln zerfallen. Im Innern des Korns befinden sich nun, statt einer zentralen Micellargruppe, zwei solche Gruppen rechts und links von dem ursprünglichen Schichtencentrum, jede umgeben von einer kugeligen Micellarschicht."

Dass man dieser molekular-physikalischen Schilderung der Entstehung eines Stärkekornes so lange Glauben schenkte, hat meiner Ansicht nach vorzüglich folgende Gründe. Zuerst mögen wohl nur wenige Botaniker das grosse Werk NÄGELIS Wort für Wort durchgelesen haben, dessen Lektüre, der Entwickelungsgeschichte des Buches entsprechend, in kaum sagbarer Weise ermüdend wirkt. Das Buch wurde gedruckt, während noch zahlreiche wichtige Beobachtungen gemacht wurden und die Ausarbeitung des Textes noch in vollem Gange war!

Dann hat die Einführung der Schlagwörter Intussusceptionswachstum und Appositionswachstum und die von NÄGELI hervorgerufene Meinung, dass Zellwände und Protoplasten wie die Stärkekörner wüchsen, viel Unheil in unserer Frage angerichtet. Jede Erscheinung, welche zu beweisen schien, dass Zellmembran oder Protoplast sein Volumen durch Aufnahme von neuen Massen in die Interstitien zwischen die alten vergrössern könne, jede Erscheinung, welche zeigte, dass sich angelegte Schichten von Membranen nach und nach in ihren Eigenschaften ändern können u. s. w., wurde als Beweis dafür genommen, dass NÄGELIS Ansicht vom Wachstum der Stärkekörner richtig sei.

Dass Flüssigkeitstropfen durch Einlagerung neuer Teilchen zwischen ihre kleinsten Teilchen wachsen können, ist sicher, dass es auch sehr zähe Flüssigkeiten thun, kann man leicht nachweisen, dass selbst anorganische feste Körper Moleküle von Flüssigkeiten in sich einlagern können, dabei wachsend, wissen wir auch, dass Einlagerung neuer Moleküle zwischen alte und Umänderung alter bei dem Wachstum der Protoplasten und mancher Membranen eine Rolle spielen, ist wahrscheinlich, trotzdem braucht doch von der NÄGELI'schen Wachstums-

Digitized by Google

geschichte der Stärkekörner nichts wahr zu sein und ist, wie wir sehen werden, thatsächlich nichts davon wahr.

Wenn auch CRÜGER (I) und DIPPEL (I, Bd. 2, S. 20—26) Zweifel an der Richtigkeit der NÄGELI'schen Wachstumsgeschichte der Stärkekörner anregten und aussprachen, so haben doch allein die Abhandlungen SCHIMPERS (I und IV), welche im Jahre 1880 und 1881 in der Botanischen Zeitung erschienen, den Glauben an die Richtigkeit der NÄGELI'schen Anschauung erschüttert.

In der ersten Arbeit zeigt SCHIMPER unter anderem, dass alle Stärkekörner innerhalb von Chromatophoren wachsen, die, soweit sie Leukoplasten sind, mit den Stärkekörnern heranwachsen, dann zu Grunde gehen. Damit ist die Meinung NÄGELIS, dass die meisten Stärkekörner frei im Zellsafte entständen, nur wenige in Chromatophoren (die Bläschen und die Chlorophyllkörner NÄGELIS; Zeitschr. f. wiss. Bot., I, § 149; III, S. 109), als unrichtig nachgewiesen, eine Anschauung, welche eine der Voraussetzungen der Wachstumsgeschichte der Stärkekörner bildet. Durch diese Arbeit ist der Satz 6 NÄGELIS (S. 138 dieser Abhandlung) hinfällig geworden, der aus der Entstehungsweise der zusammengesetzten Stärkekörner einen Grund gegen die Möglichkeit der Apposition ableitet.

Wichtiger noch für unsere Frage ist die zweite Arbeit SCHIMPERS. In dieser Arbeit zeigt SCHIMPER zuerst, dass die Stärkekörner von Dolichos Lablab, Vicia Faba, Cereus speciosissimus im erwachsenen Zustande eine Schicht erkennen lassen, welche einer korrodierten Jugendform der Körner entspricht. Es ist das also ein Fall, welchen NÄGELI in seinem Satz 2 (S. 138 dieser Abhandlung) zwar nicht leugnet, der aber doch für seine Wachstumsgeschichte, wie wir später sehen werden, eine grosse Schwierigkeit mit sich bringen würde. SCHIMPER schliesst daraus, dass die inneren Teile der Stärkekörner die älteren, die äusseren die jüngeren seien. „Das Wachstum der Stärkekörner geschieht durch Auflagerung von aussen" (S. 187). Er nimmt aber immer noch den Satz 2 von NÄGELI als richtig an, indem er meint (S. 188), es gäbe zuweilen Unterschiede in der Gestalt der jungen Körner und den inneren Schichtenkomplexen der älteren. SCHIMPER nimmt ferner noch folgende Momente der Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner als richtig an (S. 192):

1) Auftreten der Stärkekörner in Form stark lichtbrechender, wasserarmer Körperchen (die aber keineswegs, wie NÄGELI es annimmt, stets kugelig sind).

2) Differenzierung des ursprünglich homogenen Kornes in einen centralen wasserreichen Kern und eine periphere dichte Schicht.

3) In späteren Zuständen ist der Kern von drei Schichten, deren mittlere stets eine wasserreiche ist, umgeben, eine solche kommt nie als peripherische Schicht vor, sie muss daher durch Spaltung der ersten dichten entstanden sein.

4) Die Zahl der Schichten nimmt zu; die äusserste ist aber stets eine dichte.

5) Mit der Volumenzunahme des Stärkekorns vermehrt sich der Wassergehalt der inneren Teile.

Zur Erklärung dieser Sätze, von denen die Sätze 2, 3, 4 sicher völlig unrichtig sind, wie wir später sehen werden, ersinnt SCHIMPER (S. 193) eine

Digitized by Google

neue Theorie, deren Unhaltbarkeit ich schon früher (V, S. 842) nachwies. Ich gehe auf die Hypothese SCHIMPERS hier nicht weiter ein, da sie von selbst fällt, wenn das, was sie erklären sollte, nicht existiert.

SCHIMPER bringt dann ferner durch seine Mitteilungen die Sätze 7, 8 (S. 139 dieser Abhandlung) und 9 zum Falle, welche schon dadurch an Beweiskraft gegen das Appositionswachstum eingebüsst hatten, dass die Annahme NÄGELIS, die Stärkekörner wüchsen frei im Zellsaft, sich als unrichtig erwiesen hatte. Er zeigte, mit Beziehung auf das, was er schon 1880 (I, S. 885) angegeben hatte, zuerst, dass das exzentrische Wachstum der Stärkekörner bedingt ist durch die verstärkte Zufuhr des Nährstoffes durch die Chromatophoren, denen diese Körner nach SCHIMPER seitlich frei ansitzen. Das Wachstum der Spitze und der Seiten des Kornes lässt er unter kapillarer Wanderung der Nährlösung zwischen Cytoplasma und Stärkekorn vor sich gehen (S. 210).

Ferner zeigt SCHIMPER (S. 221), dass die halbzusammengesetzten Stärkekörner des Canna-Rhizoms durch Umwachsung zweier anfangs getrennter Stärkekörner entstehen. Er benutzt zur Konstruktion der Entwickelungsreihen Körner aus verschieden alten Regionen des Rhizomes. Canna ist allerdings wegen der Seltenheit des Vorkommens der entsprechenden Entwickelungsformen ein nicht sehr geeignetes Objekt für diese Zwecke, doch war SCHIMPERS Beobachtung sicher richtig. Er erklärte auch in richtiger Weise die Entstehung der zusammengesetzten Körner mit einander abgekehrten Kernenden (S. 222).

Den Schluss der grundlegenden Abhandlung SCHIMPERS bildet der Versuch, den Beweis zu führen, dass die Stärkekörner Sphärokrystalle von faserigen Krystalloiden seien, also Sphärokrystalloide. SCHIMPER hat in dieser Hypothese teilweise einen Vorgänger in FAMINTZIN (I). FAMINTZIN hielt 1869 einen Vortrag „Ueber amylumartige Gebilde des kohlensauren Kalkes", in welchem er die Sphärokrystalle des Calciumkarbonates ziemlich eingehend mit den Stärkekörnern vergleicht. Wachstum, Schichtung, die leichtere Löslichkeit der inneren Massen, die Bildung zusammengesetzter Körner der Sphärokrystalle stimmen mit denen der Stärkekörner überein. Er wendet sich auch gegen NÄGELI, indem er sagt: „Um ein Missverständnis zu vermeiden, glaube ich anführen zu müssen, dass die amylumartigen Gebilde des kohlensauren Kalks in einem Punkte, auf den NÄGELI ein hohes Gewicht zu legen scheint, mit der von NÄGELI geschilderten Entwickelung der Stärkekörner nicht übereinstimmen. Sie zeigen namentlich nichts von dem nach NÄGELI hauptsächlich in dem inneren Teile stattfindenden Wachstum. Indem ich die kritische Auseinandersetzung dieser Behauptung mir vorbehalte, will ich hier nur erwähnen, dass die von NÄGELI angeführten Beweise, meiner Meinung nach, unzureichend sind und ich deshalb diesen Satz auch für die Stärkekörner als unbewiesen erachte."

Die Hypothese dieses Vorgängers hat deshalb keine Wirkung auf die Entwickelung gehabt, weil ihr Vertreter zu geringes Beweismaterial vorbrachte. SCHIMPER, welcher schon wichtigere Thatsachen, die gegen die alten Hypothesen sprechen, gefunden hatte, führte ausserdem wichtigere Analogien zwischen Stärkekörnern und Sphärokrystalloiden für die neue Hypothese ins Feld. Er betrachtete die Verschiedenheit der Kohäsion nach verschiedenen Richtungen als ein wichtiges Argument. Er wies darauf hin, dass die Substanz quellender

Digitized by Google

Körner ihre optischen Eigenschaften nicht ändert, dass Spannungen also nicht die Ursache der doppelbrechenden Eigenschaften sind. Die optischen Erscheinungen und die Kohäsionsverhältnisse lassen sich nicht anders erklären als durch die Annahme, dass die Stärkekörner aus senkrecht zu den Schichten angeordneten Krystallfasern bestehen. Um die Quellung zu erklären, nimmt er an, dass die Krystallfasern Krystalloide seien, die den Eiweisskrystalloiden ähnliche Eigenschaften besässen.

Während sich also NÄGELI die Stärkekörner aus senkrecht zu den Schichten gestellten gestreckten Kryställchen zusammengesetzt dachte, welche alle ringsum frei im Wasser lagen, stellte sich SCHIMPER, wenn er es auch nicht besonders ausspricht, vielleicht schon die Krystalloidfasern mit ihren Basen aneinandergewachsen vor. NÄGELI liess die den Uebergang zwischen Flüssigkeiten und festen Körpern bildenden Kugeln durch Einlagerung von Teilchen zwischen die alten wachsen, SCHIMPER nur durch peripherische Auflagerung neuer Substanzmassen. NÄGELI liess die Schichten durch Dehnungen infolge von Stärkesubstanzeinlagerung in die Schichten, SCHIMPER durch Einlagerung von Wasser und dadurch entstehende Dehnungen entstehen. Durch diesen letzteren Punkt und durch die früher erwähnten von ihm angenommenen Eigenschaften der Stärkekörner, welche SCHIMPER zur Einführung der Hypothese über die Schichtenbildung veranlasste, unterscheiden sich die SCHIMPER'schen Stärkekörner noch erheblich von den Sphärokrystallen.

NÄGELI (X) hat auf die Abhandlung von SCHIMPER sofort erwidert. Er würdigt die wichtige Thatsache, dass halbzusammengesetzte Stärkekörner durch Umwachsung anfangs getrennter Stärkekörner entstehen, gar nicht. Er meint, was an und für sich richtig ist, dass das Aufsitzen eines Plasmakörpers an einer bestimmten Stelle bloss über die Richtung des Wachstums, nicht aber über die Art und Weise desselben entscheidet, legt dieser neuen Thatsache also mit Unrecht keine grössere Bedeutung für seine Hypothese bei, obgleich sie einigen seiner Argumente (7, 8, 9) für die Notwendigkeit der Annahme der Intussusception den Boden raubt; er bezweifelt übrigens, dass das Chromatophor der Ernährer des Stärkekorns sei (S. 665), weil diese Annahme mit seiner Wachstumsgeschichte des Stärkekorns nicht in Einklang zu bringen ist. NÄGELI stützt sich weiter auf die auch von SCHIMPER als richtig anerkannte Behauptung, „dass in dem anfänglich dichten Korn ein weicher Kern und späterhin in den auf eine gewisse Mächtigkeit angewachsenen dichten Schichten je eine weiche Schicht eingeschaltet wird." Wie wir sehen werden, ist diese Behauptung unrichtig.

Im übrigen wendet sich NÄGELI zuerst gegen die Anschauung SCHIMPERS, dass die Kohäsion der Stärkekörner in radialer Richtung grösser sei als in tangentialer. Er meint, tangentiale Risse entständen so leicht wie radiale, man könne sie aus bestimmten Gründen nur nicht sehen, und da abwechselnd weiche und dichte Schichten vorhanden seien, so müsse man annehmen, die Sache verhielte sich umgekehrt. Das ist durchaus unlogisch; denn es ist leicht denkbar, dass die weichsten Schichten in radialer Richtung noch eine grössere Kohäsion besitzen als selbst die dichtesten in tangentialer Richtung. Und in der That verhält sich die Sache durchschnittlich so.

Digitized by Google

Dann greift NÄGELI in einer längeren Auseinandersetzung die unzweckmässige Theorie SCHIMPERS über die Schichtenbildung an.

Was NÄGELI darüber sagt, brauchen wir, da die Theorie SCHIMPERS unrichtig ist, nicht zu berücksichtigen. Ich will nur bemerken, dass die besonders gegen die Appositionstheorie in das Feld geführte Behauptung, jedes Stärkekorn besässe eine Rinde von ganz besonderer Beschaffenheit, vollkommen unrichtig ist (S. 664); eine äussere Rinde von etwas auffallender Beschaffenheit habe ich nur bei nicht mehr wachsenden Stärkekörnern ruhender Kartoffeln in einzelnen Fällen gefunden; bei anderen Stärkekörnern, selbst bei solchen ruhender Organe, habe ich etwas Aehnliches überhaupt nicht gesehen, trotz meiner vielen Versuche. Auf solche Stärkekörner bezieht sich wahrscheinlich die eigentümliche Behauptung NÄGELIS.

Die Einschlüsse der korrodierten Körner von Dolichos betrachtet NÄGELI als desorganisiert. Er glaubt, dass an der Oberfläche dieser korrodierten Körner sich zuerst drei oder vier Micellschichten auflagern, und dass in diesen dann wieder der von NÄGELI erdachte Wachstumsprozess in Scene trete. NÄGELI muss diese Konzession machen; denn es würde, wenn nicht wieder eine neue Hypothese zugegeben werden sollte, die Schicht, welche durch die rauhe Oberfläche des korrodierten Kornes gebildet wird, nach NÄGELIS Wachstumsgeschichte nicht als bestehen bleibend gedacht werden können, wenn NÄGELI annähme, dass sich der Kern eines solchen Stärkekorns noch am Wachstum beteilige.

Sehr bald nach NÄGELIS Kritik der SCHIMPER'schen Arbeit erschien 1881 meine vorläufige Mitteilung „Ueber die Struktur der Stärkekörner" (V), welche ich zum Drucke gegeben hatte, ehe mir NÄGELIS Kritik zugänglich geworden war. In dieser Abhandlung schliesse ich mich im allgemeinen an SCHIMPERS Auffassung an, indem ich die Meinung SCHIMPERS acceptiere, dass die Stärkekörner Sphärokrystalloide eines Kohlehydrates seien. Ich erklärte jedoch die Theorie der Schichtenbildung, welche SCHIMPER erfand, und welche zeigt, dass SCHIMPER die Stärkekörner doch nicht für normale Sphärokrystalle hielt, für falsch und gab eine neue Theorie der Entstehung der inneren Struktur des Stärkekorns.

Es leitete mich bei der Aufstellung dieser Theorie damals schon der Grundsatz, dass wir eine Erklärung der Eigenschaften des von dem Organismus gebildeten Stärkekornes am besten auf Grundlage einer direkten exakten Vergleichung mit ausserhalb der Organismen bestehenden, in ihrem Bau bis zu einem gewissen Grade durch die exakten Wissenschaften erforschten Gebilde geben können. Gelingt es dabei nicht, zwingende Analogien aufzufinden, so kann man vor der Hand nichts wissenschaftlich erklären. NÄGELIS Theorie erklärte die Erscheinungen, welche die Stärkekörner bieten, nicht; er brachte sie nicht in Einklang mit bekannten Thatsachen und Anschauungen der exakten Wissenschaft; seine Micellen sind ein Phantasiegebilde neuer Art, die in der exakten Wissenschaft sonst als existierend nicht angenommen wurden und werden.

Ich nahm an, die Sphärokrystalloide der Stärke wüchsen genau wie die Sphärokrystalle anderer Kohlehydrate und alle

Digitized by Google

Erscheinungen, welche wir bei den Stärkekörnern sehen könnten, fänden ihr Analogon bei den Sphärokrystallen. Ich zeigte, dass Schichten in den wachsenden Sphärokrystallen der Kohlehydrate durch Schwankungen in den äusseren Krystallisationsbedingungen hervorgerufen werden können, indem dadurch die sich auflagernden krystallinischen Kugelschalen verschiedene Dichtigkeit erhalten. Die primäre Schichtung der ruhig fortwachsenden Stärkekörner sei also diesen Schichten der Sphärokrystalle gleichwertig.

Als neues wichtiges Moment zur Erklärung einer weiteren Art von Schichtenbildung, „der sekundären Schichtenbildung", die bei wachsenden Sphärokrystallen nur unter bestimmten Bedingungen entstehen können, bei Stärkekörnern oft auftreten müssen, teilte ich zuerst die wichtige Thatsache mit, die bis dahin nicht bekannt war, dass alle Stärkekörner, so lange sie existieren, von den Chromatophoren umschlossen sind, dass die Chromatophoren nicht zu Grunde gehen, wenn die Stärkekörner ausgewachsen sind, also stets wieder neue Schichten auflagern können, wenn das Stärkekorn durch Lösung periphere Substanz verloren hat. Ferner machte ich die Annahme (S. 846), dass Stärkekörner, welche von der Diastase langsam von aussen angegriffen würden, auch von dem wirkenden Fermente innerlich angegriffen würden, so dass sie bis zu einer gewissen Tiefe hinein besonders viel Substanz verlören und deshalb während der Einwirkung des Fermentes von einer Schicht weniger dichter Substanz umhüllt seien. Diese bliebe erhalten, wenn auf die Stärkekörner eine neue Substanzschicht aufgelagert würde, und bilde so eine weiche Schicht des Stärkekornes. Wir werden später sehen, dass diese Annahme unzutreffend war, da auffallende Schichten dieser Art nicht in den Stärkekörnern entstehen. Die periodische Lösung der Stärkekörner wirkt zwar als Faktor für die Schichtenbildung, wirkt aber nicht in der früher von mir angenommenen Weise.

Zur Erklärung der von mir damals acceptierten unrichtigen Angabe NÄGELIS, dass die äusserste Schicht eines wachsenden Stärkekornes immer am dichtesten sei, und der teilweise richtigen Thatsache, dass die Dichtigkeit der Substanz des Stärkekornes im allgemeinen nach innen zu abnehme, machte ich die Annahme, dass die Diastase, ebenso wie der Speichel, in das Innere des Stärkekornes einzudringen vermöge und dort durch Angreifen der Krystalloidchen der Stärkekörner eine Verminderung der Dichtigkeit der Substanz hervorbringe. Diese Annahme hat sich nachträglich als richtig erwiesen.

Wenn diese Annahme richtig ist, so lässt sich damit leicht erklären, wie es kommt, dass die ältesten, innersten Schichten eines Sphärokrystalloids der Stärkesubstanz immer am wenigsten dicht sind; es sind eben die älteren Schichten länger der lösenden Wirkung des eingedrungenen Fermentes ausgesetzt als die jüngeren.

Trotzdem die innere Lösung ein wirksamer Faktor ist, welcher bei der Struktur eines jeden Stärkekornes zur Geltung kommt, ist doch ihre Wirkung eine wenig auffallende, wie wir später sehen werden.

In der zugleich mitgeteilten Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner von Iris habe ich mich dann gegen die Sätze 2 und 3 (S. 138 dieser Abhandlung)

Digitized by Google

NÄGELIS gewandt, indem ich den Versuch machte, nachzuweisen, dass sich in keinem Stärkekorn des Irisrhizomes eine Schicht nachweisen lässt, deren Gestalt nicht derjenigen eines der jüngeren Stadien der Körner gleich wäre (S. 860).

Ich habe ferner die ersten Versuche gemacht, die Biologie der Pflanze zur Erklärung der Morphologie der Stärkekörner zu benutzen, ein Verfahren, welches ich in der vorliegenden Arbeit weiter angewandt habe, und habe ferner den Satz ausgesprochen, welcher mir durch die fortgesetzten Untersuchungen immer wahrscheinlicher geworden ist, dass die Chromatophoren die Diastase selbst ausscheiden, welche die Stärkekörner löst (S. 863).

Die in meiner zuletzt erwähnten vorläufigen Mitteilung kurz ausgesprochenen Meinungen bedurften selbstverständlich einer eingehenden Prüfung; es ist mir nie eingefallen, anzunehmen, dass ich in allen Punkten das Richtige getroffen habe. Es kam eben nun darauf an, unbefangen weiter zu erforschen, wie die Stärkekörner wirklich wachsen und wie die Schichten in der That zustande kommen, unbefangen zu prüfen, ob sich doch vielleicht Unterschiede zwischen Sphärokrystallen und Stärkekörnern auffinden lassen, und welche Rolle der Diastase bei den Wachstums- und Lösungserscheinungen zufällt. Ich habe diese Prüfungsarbeit danach langsam durchgeführt. Das Resultat derselben ist die vorliegende Abhandlung. Während die verschiedenen Abschnitte der letzteren heranreiften, sind einzelne Grundlagen meiner Anschauung von verschiedenen Seiten angegriffen worden. Zuerst hat HANSEN (I) gelegentlich einer Arbeit über die Sphärokrystalle (S. 118 u. 119) die Behauptung aufgestellt, dass es aussichtslos sei, die Sphärokrystalle für das rätselhafte Wachstum der Stärkekörner als Schlüssel zu benutzen, da nach seinen Beobachtungen die Sphärokrystalle überhaupt nicht wüchsen, sondern aus Tropfen hervorgingen. Ich habe deshalb 1884 (MEYER XIII u. XIV) nochmals den Beweis geführt, dass die Sphärokrystalle durch Auflagerung von Schichten wachsen. Alle meine Angaben sind durch LEITGEB (I) später bestätigt worden. Die Einwände von HANSEN waren unbegründet. Dann hat KRABBE (I) 1890 eine Arbeit geliefert, in welcher er den Satz aufstellte, die Diastase könne nicht in die Stärkekörner eindringen, da sie nicht einmal durch Thonzellwände zu diffundieren vermöge. Meine Anschauungen über das Zustandekommen der Struktur der Stärkekörner, die sich auf die Annahme gründeten, dass die Diastase in die Stärkekörner einzudringen vermöge, seien falsch. Ich habe 1891 (VI) in einer kurzen Besprechung der Arbeit von KRABBE gezeigt, dass KRABBES Versuche direkt beweisen, dass Diastase enge Poren zu passieren vermag, und es ist nun auch die Diffusionsgeschwindigkeit der Diastase in Gelatinegallerte 1893 von BROWN und MORRIS (V) in eleganter Weise bestimmt worden. Danach ist also dieser Einwand von KRABBE unberechtigt gewesen. Dass die Diastase aber thatsächlich in die Stärkekörner einzudringen vermag und dort Lösungserscheinungen hervorbringt, ist mir durch meine neueren Untersuchungen sehr wahrscheinlich geworden; eine grössere Bedeutung für die Ausbildung der Struktur hat der Vorgang aber wohl nur in besonderen Fällen. Auch eine Arbeit von WORTMANN (I), welche meine Theorie hätte erschüttern können, ist in allen hierher gehörigen Punkten widerlegt worden. So stände denn meine Anschauung genau so unverändert da, wie ich sie verlassen habe, wir werden jedoch in den nächsten Kapiteln sehen, dass sie nicht in allen Punkten genau das Richtige getroffen hat.

Digitized by Google

Wir haben somit das Wichtigste über die Geschichte der Anschauungen, welche man sich über Wachstum und Bau der Stärkekörner gemacht hat, besprochen. Ehe ich dieses Kapitel schliesse, wird es zweckmässig sein, gleich im Anschluss an das Gesagte die Kritik der NÄGELI'schen Angaben zu vollenden.

Wenn ich nun in früheren Kapiteln dieser Arbeit gezeigt habe, dass die Stärkekörner sich durch keine Eigenschaft von den Sphärokrystallen anderer Kohlehydrate unterscheiden als durch die Lösungsquellung, welche bedingt ist durch eine besondere Eigenschaft der Amylose, so ist es damit wahrscheinlich geworden, dass die Stärkekörner auch die gleiche Struktur haben wie die Sphärokrystalle anderer Kohlehydrate und ebenso wachsen wie diese.

NÄGELI glaubte, wie wir wissen, Gründe zu haben zu der Annahme, dass ein ähnliches Wachstum unmöglich für die Stärkekörner angenommen werden könne. Nur die Thatsachen, welche gegen dies „Appositionswachstum" sprechen, zwingen ihn zur Erfindung der komplizierten Wachstumsgeschichte der Stärkekörner. Sind die Gründe, welche NÄGELI selbst gegen das Appositionswachstum aufstellt, unrichtig, so fällt jede Nötigung weg, sich mit der NÄGELI'schen Konstruktion weiter zu beschäftigen.

Von den 9 Gründen, welche NÄGELI anführt, sind, wie wir sahen, die Gründe 6, 7, 8, 9 durch die Untersuchungen von SCHIMPER, denen jetzt meine neuen zur Seite stehen werden, völlig ungiltig geworden. Von den übrigen besprechen wir zuerst die Gründe 2 und 3.

Diese lauten: 2) Bei einigen Stärkekörnern haben die jungen Körner konstant eine andere Gestalt als die eingeschlossenen Schichten der älteren. 3) Es giebt Schichtenkomplexe im Innern grosser Körner, welche frei, als selbständige Körner gar nicht vorkommen.

Prüfen wir erst, welche Beispiele NÄGELI für den Satz 2 vorbringt. S. 219 lautet der Ausspruch über diesen Satz: „Weitaus bei den meisten Stärkekörnern haben allerdings die inneren Schichten die Gestalt und oft auch ungefähr das Ansehen jüngerer Körner." Die Fälle, welche er als Ausnahmen aufführt, sind Dentaria digitata und Cereus variabilis. In beiden Fällen hat NÄGELI Unrecht. NÄGELI hat bei Dentaria digitata ausnahmsweise Stärkekörner junger und alter Pflanzenteile als junge und alte Körner betrachtet und verglichen, wie aus dem Satze auf S. 221 hervorgeht, welchen ich später wiedergebe, während er sonst meist kleine und grosse Körner eines Schnittes als junge und alte gleichwertige Entwickelungsstadien ansah. Er sagt S. 219: „Noch viel deutlicher wird aber die Verschiedenheit, wenn wir grössere Schichtenkomplexe in ausgebildeten Körnern mit ganzen Körnern von gleichen Dimensionen vergleichen. In den Schuppen des Wurzelstockes von Dentaria digitata LAM. fand ich die Körner von 10—16 Mik. Länge $1^1/_2$- bis 3mal so dick als lang (Taf. XXIV, 17 *a*, *b*); die Schichten von 10—16 μ Durchmesser in grösseren Körnern sind dagegen ebenso dick oder beinahe so dick als lang (17 *c*, *d*)."

Ich habe die Rhizome und die Speicherniederblätter von Dentaria digitata mit Rücksicht auf ihre Biologie und die dadurch bedingte Entwickelungsgeschichte untersucht und habe mich sicher überzeugt, dass NÄGELI ganz beliebige Stärkekörner herausgegriffen und als junge und alte nebeneinander gestellt

Digitized by Google

hat. Die Stärkekörner *d* und *c* (Fig. 7) haben thatsächlich niemals so ausgesehen wie *b* und *a*, die Stärkekörner *d* und *c* waren in ihrem Jugendzustande einmal genau so gestaltet wie ihre fast kugelförmigen inneren Schichten.

Die Biologie eines verhältnismässig kleinen Rhizomstückes ist ziemlich kompliziert, wie direkt aus der Schilderung der Morphologie eines in Fig. J, Taf. 5 abgebildeten Rhizomstückchens hervorgeht, deshalb ist auch die Form der Stärkekörner in den verschiedenen Schuppen sehr different, ähnlich wie bei Adoxa.

Das dünne Rhizom ist mit fleischigen, stärkeerfüllten Speicherblättern besetzt, welche in zweigliedrigen, dekussierten Wirteln stehen, deren Glieder auf etwas ungleicher Höhe inseriert sind. Die diesjährigen Blätter des im Oktober untersuchten Rhizomstückes (*m*, *n*, *a*, *b*) sind weiss, die älteren sind schwarz. In den Achseln der Blätter stehen Knöspchen. Die Spreitenanlagen einzelner Speicherschuppen (*L*) bilden sich zu Laubblattspreiten aus, welche nach dem Absterben eine Narbe zurücklassen, die Laubblattanlagen mancher Speicherschuppen verkümmern und sterben unentwickelt ab. Nach einiger Zeit schliessen die Sprosse mit einem Blütenschaft ab, welcher eine breite Narbe zurücklässt.

Die relative Hauptachse des kleinen Sprosssystemstückes, welches in Fig. J abgebildet ist, liegt zwischen *I* und I^1. Die verkümmerte Terminalknospe des Sprossstückes liegt bei *N*. *N*, N^1 und N^2 sind die Narben bis auf die Speicherbasis abgefallener Laubblätter an diesen Speicherbasen. *II* und II^a sind diesjährige Zweige, welche in den Achseln von Speicherniederblättern, also Blattanlagen entstanden, die ihre Spreite nicht entwickelt hatten.

Untersucht man die Stärkekörner der Speicherschuppen der Achse *II*, so findet man die Stärkekörner relativ verschiedenartig entwickelt, aber entsprechend der Biologie dieser Schuppen ungefähr so, dass die Schichten der Stärkekörner successive älterer Schuppen stets nur Abbild der Stärkekörner successive jüngerer Schuppen sind. Körner aus der Schuppe *m* sind in Fig. K, Taf. 5 dargestellt, Körner aus Schuppe *n* in Fig. L, aus Schuppe *b* in Fig. M abgebildet. Schon die Stärkekörner der Schuppe *b* sind relativ deutlich geschichtet, weil die Schuppe noch entstand, während komplizierte Wachstumsverhältnisse des Rhizoms Einfluss auf die Entwickelung der Körner üben konnten.

Viel mannigfaltiger und schärfer wird noch die Schichtung in den Stärkekörnern vorjähriger Schuppen, weil diese infolge der Entwickelung des Zweiges *II* sehr starken Lösungsvorgängen ausgesetzt waren und die Anlagerung von Substanz bei ihnen eine sehr unregelmässige wurde.

Untersuchen wir z. B. die Stärkekörner der Schuppe N^2, einer Speicherbase, des fleischigen Blattgrundes eines diesjährigen Laubblattes, dessen Stärkekörner viel wechselvollere Schicksale erlebten als die relativ gleichmässig ernährten primären Stärkekörner des vorjährigen Sprosses *II*, so finden wir neben zahlreichen genau so wie die Stärkekörner der Schuppe *n* aussehenden Stärkekörnern, sekundär gebildete, wie eines z. B. in Fig. N, Taf. 5 dargestellt ist, zahlreiche Körner mit Schichten, welche den kleinen Stärkekörnern und den Stärkekörnern der Schuppe *n* durchaus nicht gleichen. Das erstere ist deshalb leicht erklärlich, weil die jungen Körner dieses Jahr vollständig neu entstanden, während die eigentümlichen Schichten der grossen Körner von korrodierten

Digitized by Google

Resten vorjähriger Stärkekörner herrühren; dass die inneren Schichten den Stärkekörnern der Schuppe *n* nicht gleichen, ist ebenso leicht erklärlich. Die Körner der Schuppe *n* wuchsen langsam, unter gleichmässigem, ungestörtem Zufluss des Nährmaterials aus allen Teilen des Rhizoms heran, während die Stärkekörner der Schuppe N^2 unter dem lösenden Einfluss des wachsenden Zweiges *II* und unter der plötzlich schwankenden Zufuhr der Nährstoffe durch das assimilierende Blatt ihre Schichten ausbildeten. Bei Dentaria darf man also die Stärkekörner der Schuppe *n* durchaus nicht mit den jugendlichen Stadien der Stärkekörner der Schuppe N^2 gleich setzen. NÄGELI hat aber prinzipiell Gleiches gethan.

Wir werden Erscheinungen, wie sie NÄGELIS Trugschlüssen zu Grunde liegen, in viel ausgeprägterem Masse bei Adoxa finden und in der Monographie der Stärkekörner von Adoxa die Erklärung dieser Erscheinungen sorgfältiger durchführen.

Der Satz 2 von NÄGELI ist danach unrichtig.

Der Satz 3, dass es Schichtenkomplexe im Innern grosser Stärkekörner gäbe, welche frei als selbständige Stärkekörner gar nicht vorkämen, wird von NÄGELI durch das Beispiel von Canna illustriert.

Er sagt S. 219: „Noch viel deutlicher aber habe ich dies bei den Stärkekörnern im Wurzelstocke von Canna beobachtet. Hier kommen zuweilen eingeschlossene Schichtensysteme von lanzettlicher oder lineallanzettlicher Gestalt vor, wie es gar keine Körner von gleicher Form und Struktur giebt." NÄGELI bildet diesen Schichtenkomplex nicht ab, aus dem Hinweis auf Fig. 15 und 18 auf Taf. 14 u. s. w. geht aber hervor, dass er ähnliche Schichten meint, wie sie SCHIMPER auf Taf. II, Fig. 20 für Canna abbildet. Körner aber, welche solchen Schichten und noch viel schlankeren gleichen, findet man äusserst häufig in Rhizomen von Canna, deren Stärkekörner in energischer Lösung begriffen sind. NÄGELI hat sie zufällig nicht gesehen. Also auch der Satz 3 ist unrichtig.

Der Satz 5: Junge Körner bleiben zuweilen bis zu einer gewissen Grösse vollkommen homogen, und dann werden im Innern Schichten sichtbar. In anderen, die früher ebenfalls strukturlos waren, treten eingeschlossene Teilkörner auf, wodurch sie sich in halbzusammengesetzte verwandeln.

Dieser Satz NÄGELIS stützt sich selbstverständlich nicht auf die direkte Beobachtung des geschilderten Entstehungsvorgangs der Schichten. Die Unrichtigkeit des Satzes geht mit Sicherheit schon aus dem zweiten Teile desselben hervor; denn es ist nachgewiesen, dass die eingeschlossenen Teilkörner nicht in dem Innern eines vorher homogenen Kornes entsehen, sondern dass sie vorher frei entstanden und dann umwachsen wurden. Mit Bezug auf den ersten Teil des Satzes sagt NÄGELI S. 221: „Dass die Schichten nicht durch Anlagerung von aussen, sondern im Innern entstehen, dafür giebt es aber auch direkte Beweise. Manche Stärkekörner erreichen eine gewisse Grösse und erscheinen noch vollkommen homogen; erst später wird ihre Substanz geschichtet. In den jungen Schuppen des Wurzelstockes von Dentaria digitata LAM. sind die Körner bis 16 Mik. gross und von homogenem Aussehen (Taf. XXIV, 17 *a*, *b*, entsprechend unserer Fig. 7 *a*, *b*); wenn sie grösser werden, so lassen sie Kern

Digitized by Google

und Schichten erkennen (Fig. 17, *c*, *d*); und zwar sind die inneren Schichten viel kleiner als das ursprüngliche ungeschichtete Korn."

Hier hat NÄGELI für die Stärkekörner junger und alter Schuppen des Rhizoms wieder dieselbe Entwickelungsgeschichte angenommen, ein Vorgehen, welches, wie wir sahen, völlig unzulässig ist. Also auch diese von NÄGELI angenommene Thatsache existiert nicht; der Satz 5 ist unrichtig. Ich will übrigens noch bemerken, dass NÄGELI als thatsächliches Beweismaterial nur noch die Stärkekörner der unreifen und reifen Sporen von Chara anführt (siehe auch S. 224 und 234). Hier erklärt sich die Sache noch viel einfacher. Wenn man Fig. 9 *A* und *B*, welche die jungen homogenen Stärkekörner darstellt, mit dem Centrum der Fig. 1 und 2 vergleicht, so sieht man sofort, dass *A* und *B* wohl die Körner von 1 und 2 vorstellen können; denn einmal hat NÄGELI wegen des Randschattens den Rand von *A* und *B* gar nicht erkennen können, hat also auch nicht sehen können, ob er geschichtet ist; zweitens aber sind Sporen des nämlichen Exemplars nicht unter so gleichen Umständen herangewachsen, dass man nicht so kleinen Differenzen in der Ausbildung des Korncentrums der Stärkekörner der verschiedenen Sporen erwarten dürfte. Obgleich es ja möglich wäre, dass in einzelnen Fällen durch sehr lange Einwirkung des Fermentes im Centrum eines Stärkekornes Schichten deutlich würden, welche anfangs nicht hervortreten, glaube ich nicht, dass NÄGELI je einen derartigen Fall beobachtet hat; ich habe mir die grösste Mühe gegeben, als Beweis für die innere Lösung auch einen derartigen Fall mit Sicherheit nachzuweisen; es ist mir dies, soweit es sich auf das Hervortreten vorher nicht sichtbarer Schichten bezieht, bisher niemals gelungen.

Fig. 7. Kopie der Figuren 17 a, b, c, d auf Taf. 24 von NÄGELI.

Wir haben nun nur noch den Satz 4 zu untersuchen: In keinem Entwickelungsstadium liegt je eine weiche Schicht an der Oberfläche, sondern das wachsende Korn hat immer eine dichte Rinde.

Auch diese Angabe von NÄGELI ist unrichtig. Sie stützt sich nur (S. 220) auf unrichtig gedeutete Quellungserscheinungen. Es lässt sich aber gegenüber dieser unbewiesenen Behauptung auch leicht der Beweis führen, dass die Stärkekörner während ihrer Entwickelung bald von einer dichteren, bald von einer weniger dichten Schicht aussen begrenzt sind. Sammelt man Kartoffelknollen von einer Kartoffelsorte, die möglichst gross geschichtete Stärkekörner produziert, von dem ersten Knollenansatz an (Anfangs Juli) bis zum Absterben des Krautes, in allen Entwickelungsstadien, stellt man aus den successiven Entwickelungsstadien durch Zerreiben einiger Knollen rohe Stärke dar, welche man nicht trocknet, sondern sogleich unter Chloroformwasser bringt und so aufbewahrt, so hat man Material, von welchem man die peripheren Schichten studieren kann. Zu dem Zwecke legt man die schnell mit Fliesspapier abgetrockneten Stärkekörner auf den Objektträger in eine gut abgestimmte Mischung von Salicylsäuremethylester, Alkohol und Wasser, welche in ihrem Lichtbrechungsvermögen den Stärkekörnern gleich kommt, deckt ein Deckglas auf und beobachtet. Jetzt sieht man unter den Stärkekörnern eines Entwickelungsstadiums der Knollen insofern Unterschiede hervortreten, als bei einem

Digitized by Google

Teil dieser Körner eine relativ dichte, bei anderen eine relativ weniger dichte Schicht die Peripherie einnimmt. Zugleich ergiebt die Vergleichung des Lichtbrechungsvermögens junger und alter Stärkekörner, dass die Stärkekörner der jungen Knollen von vorne herein meist etwas schwächer lichtbrechend sind als die Peripherie der Körner älterer Knollen.

Somit hat keiner derjenigen Sätze, welche NÄGELI als der Annahme des Appositionswachstums der Stärkekörner widersprechend ansah, einer eingehenden Untersuchung Stand gehalten. Die Sätze selbst sind unrichtig; sie sind infolge von unrichtiger Beobachtung entstanden.

Damit sind auch alle Punkte zurückgewiesen, welche als Beweise für das Intussusceptionswachstum der Stärkekörner angesehen worden sind. Die NÄGELIsche Theorie des Intussusceptionswachstums der Stärkekörner erscheint somit als ein durch keine Thatsache geforderter, völlig unbewiesener, komplizierter Hypothesenkomplex. Ich halte die Wachstumsgeschichte der Stärkekörner, welche NÄGELI erdacht hat, sogar vom naturwissenschaftlichen, theoretischen Standpunkte für unzulässig, da die Vorstellungen, welche sich NÄGELI über die Entstehung der Stärkesubstanz aus Glycose in den Interstitien zwischen den Micellen durch Molekülstösse oder durch Fernwirkung der Chromatophoren gemacht hat, nicht mit den chemischen Anschauungen übereinstimmen, und da die von NÄGELI gedachten Stärkekörner wie Sphärokrystalle wachsen müssten, wenn ihnen Stärkelösung direkt von aussen zugeführt würde. Auch wenn wir das nachträgliche Dickenwachstum und die nachträgliche Umwandlung abgelagerter Schichten der Zellmembran verstehen wollen, müssen wir mit anderen Vorstellungen an diese Gebilde herantreten, als die sind, mit denen NÄGELI in seiner Theorie des Intussusceptionswachstums gearbeitet hat.

Zu den alten Hypothesen über die Struktur der Stärkekörner ist in letzter Stunde noch eine neue hinzugekommen, welche ich nur deshalb erwähne, weil sie von einem sehr hervorragenden Zoologen herrührt. 1893 hat BÜTSCHLI (I) eine Mitteilung über den feineren Bau der Stärkekörner veröffentlicht. BÜTSCHLI schreibt den intakten Stärkekörnern „Wabenstruktur" zu. Er sieht dieselbe an ungequollenen Stärkekörnern nur undeutlich, an gequollenen sehr gut. Er sagt: „Unter den wenig aufgequollenen wird man nun stets eine Anzahl finden, welche bei Untersuchung mit starken Vergrösserungen nicht nur die Schichtung vortrefflich zeigen, sondern gleichzeitig auch eine ganz regelmässige Struktur der Schichten selbst aufweisen. Jede Schicht ist deutlich radiär gestreift, d. h. sie besteht nach meiner Auffassung aus einer einfachen Schicht von Waben, deren Wände aus fester Stärkesubstanz, deren Inhalt dagegen aus Wasser oder schwacher Stärkelösung besteht." Die Waben, welche BÜTSCHLI abbildet, hat sich BÜTSCHLI durch die Radialrisse und konzentrischen Schichten vortäuschen lassen. Es ist höchst interessant, zu sehen, wie ein so vortrefflicher Beobachter die Schaum- und Wabenstruktur, mit welcher er sich eingehend beschäftigte, in die Objekte hinsieht. Ausserdem findet sich in der Abhandlung noch die Mitteilung über eine vermeintliche Darstellung künstlicher Stärkekörner. Diese künstlichen Stärkekörner BÜTSCHLIS sind nur die bekannten Tröpfchenaggregate, also Gebilde,

Digitized by Google

wie ich sie in Fig. Z *a* auf Taf. 7 abbildete und schon 1886 (III) abgebildet hatte. Da auch die Inulinsphärokrystalle nach BÜTSCHLI Schaumstruktur besitzen sollen, so werde ich wohl berechtigt sein, über diese Mitteilungen kurz hinwegzugehen, bis BÜTSCHLI den Beweis für diese neue Auffassung der Sphärite erbracht hat*).

Die Darstellung künstlicher Stärkekörner, d. h. wenigstens von Sphärokrystallen der Amylose muss gelingen; es sind jedoch bisher alle meine Versuche vergeblich gewesen die Amylose in Form von quellbaren Sphärokrystallen zu erhalten. Ich habe die Stärkekörner bei 140° gelöst und dann die Lösung langsam erkalten gelassen. Wahrscheinlich ist der Zusatz schleimiger Substanzen und wohl auch langsamere Abkühlung nötig, als ich sie bisher durchführte; vielleicht gelingt der Versuch bei Zusatz von Glycerin zu Lösungen bei 140°.

*) In einer 1894 erschienenen Abhandlung lässt BÜTSCHLI (II) seine eben charakterisierte Ansicht teilweise fallen und nähert sich der richtigen um einige Schritte. Wenn er auch die Inulinsphärokrystalle noch aus Bläschen und Waben entstehen und bestehen lässt (S. 16), so erkennt er doch an, dass das Inulin das Bestreben (S. 17) zur Ausbildung wirklich krystallinischer Zustände habe. Obgleich BÜTSCHLI Calciumkarbonatsphärite mit deutlich „radialstrahliger Struktur" (S. 23) beobachtete und anscheinend noch mancherlei unter den Augen gehabt hat, was ihn zur richtigen Auffassung der Sphärite hätte führen müssen, kommt er doch leider nicht zu einer annähernd richtigen und festen Ansicht. Er sagt allerdings S. 31: „Für die früher beschriebenen wabigen Strukturen der geronnenen Substanzen und flüssigen Schäume, welche Entmischungsvorgängen ihre Entstehung verdanken, lässt sich die Realität der schaumartigen Struktur im allgemeinen bestimmt nachweisen und auch ihre Entstehung begreifen. Für die ähnlichen Strukturen der beschriebenen krystallinischen Substanzen dagegen ist die Frage, ob sie ebenfalls auf einem wirklich schaumartigen Bau beruhen, trotz ihrer anscheinend so grossen Uebereinstimmung mit den erstgenannten, recht zweifelhaft." Jedoch entschliesst sich BÜTSCHLI zuletzt zu folgender Meinung (S. 35): „Wenn ich mich jedoch bei dem zeitigen Umfang meiner Erfahrung darüber aussprechen soll, welchen der eventuellen Bildungsvorgänge ich für den wahrscheinlichsten halte, so muss ich mich für den an zweiter Stelle besprochenen (dass sie eine wabenartige Struktur besässen, welche aus feinen Globuliten aufgebaut sei; S. 34) erklären. Ich habe beim Inulin sogar recht bestimmte Anzeichen dafür gefunden, dass sich wirklich solche hohle Kügelchen an dem Aufbau der Sphären beteiligen. Andererseits ist jedoch zuzugeben, dass das Wachstum der Sphärokrystalle in das der gewöhnlichen Krystalle übergehen kann, wofür die vorhin aufgezählten Erfahrungen sprechen. Wenn ich also auch diesen Entstehungsprozess der Strukturen für den gewöhnlichsten halte, so möchte ich damit doch nicht völlig ausschliessen, dass möglicherweise auch echte wabige vorkommen, da es einstweilen nicht völlig abzuweisen ist, dass die Strukturen zum Teil gemischte sein könnten, d. h. sich teils wabig, teils dagegen globulitisch verhielten."

Die Unsicherheit und das Schwankende der Ansichten BÜTSCHLIS tritt in diesem Satze scharf hervor. Besonders in dem Kapitel über die Cellulosemembranen zeigt es sich aber auch klar, dass BÜTSCHLI ganz verschiedenartig strukturierte Gebilde für gleich gebaut erklärt. In Cellulose zurückverwandelte Collodiummembran besitzt einen feinwabigen Bau (S. 38); viele klare Bilder sprechen für eine wabige Struktur der Leinenfasern (S. 42); in einer Schale auf dem Wasserbade eingedampfte Celluloselösung in Kupferoxydammoniak ist ebenfalls wabig gebaut (S. 48). Bei dieser Art der Auffassung ist es für unsere Frage relativ belanglos, wenn BÜTSCHLI Sphärokrystalle und Stärkekörner als gleich gebaut erklärt und sich so der von mir schon längst ausgesprochenen, jetzt genau begründeten Ansicht zuwendet. Diese Erklärung giebt BÜTSCHLI mit folgenden Worten (S. 31): Für die ähnlichen Strukturen der beschriebenen krystallinischen Substanzen dagegen ist die Frage, ob sie ebenfalls auf einem wirklich schaumartigen Bau beruhen, trotz ihrer anscheinend so grossen Uebereinstimmung mit den erstgenannten, recht zweifelhaft. Dass zu dieser zweiten Kategorie die Struktur der Stärkekörner gehört, ist ganz sicher, da ihre Uebereinstimmung mit jenen des Inulins und der übrigen Sphärokrystalle so vollständig ist, dass über ihre Deutung als Sphärokrystalle kein Zweifel sein kann. Ich darf dies um so bestimmter aussprechen, als ich bei Beginn meiner Studien diese Ansicht keineswegs für richtig hielt.

Digitized by Google

III. Die Biologie des Stärkekornes.

Wenn es nach dem in dem Abschnitte F dieser Arbeit Mitgeteilten nicht mehr zweifelhaft erscheinen kann, dass die Stärkekörner Sphärokrystalle sind, so müssen wir erwarten, dass deren Wachstum und deren Schichtung, überhaupt deren Struktur, im engen Zusammenhang stehen mit den Verhältnissen der Mutterlauge, in welcher sie wachsen.

Die Mutterlauge, in welcher das Stärkekorn wächst, ist, wie wir sehen werden, ein Tropfen einer kompliziert zusammengesetzten, zähflüssigen Lösung, das Chromatophor. In der zähen Flüssigkeit dieses Tropfens werden Kohlehydrate gebildet, eventuell zu Amylose und Amylodextrin kondensiert. Je nach der Menge der in dem Chromatophor dargestellten Amylose etc. wächst und fällt die die Wachstumsenergie des Stärkekornes bestimmende Konzentration der Mutterlauge.

Die Form des Wachstums des Stärkekornes muss bei der relativen Kleinheit des Tropfens der Mutterlauge auch abhängig sein von der Form des Tropfens.

Stärkesubstanzbildung und Form des Chromatophors sind abhängig von der Biologie der Einzelzelle, und die Biologie der Einzelzelle wird schliesslich beeinflusst von der Biologie ihrer Nachbarzellen, ja von allen Zellen der Pflanze. So wird Form und Wachstum des Stärkekornes abhängig von der Biologie der ganzen Pflanze.

Eine solche Abhängigkeit erwächst dann ferner aus einem zweiten Momente, welches bei Formbildung des Stärkekornes eine grosse Rolle spielt, aus der diastatischen Lösung des Stärkekornes. Diese tritt im allgemeinen ein, wenn die Mutterzelle des Stärkekornes in einem Moment mehr Kohlehydrate braucht, als sie produziert, oft auch, wenn irgend welche Zellen der Pflanze, die in näherer Beziehung zu dieser Mutterzelle stehen, einen energischen Verbrauch von Kohlehydraten durchführen. Die Diastase ist in dem Chromatophor selbst enthalten; sie bearbeitet das Stärkekorn vorzüglich von aussen, so dass es kleiner wird. So kann das Stärkekorn in einer Periode ganz gelöst werden oder nur schwächer oder stärker angegriffen werden. Ist das letztere der Fall, so wächst das Stärkekorn weiter, sobald wieder Amylose oder Amylodextrin im Chromatophor erzeugt wird.

Digitized by Google

Diese kurze Schilderung einiger näher darzulegender ursächlicher Beziehungen zwischen Mutterpflanze, Mutterzelle, Chromatophor und Stärkekorn wird genügen, um zu zeigen, dass zum Verständnis der Wachstumserscheinungen des Stärkekornes, dieses innerhalb der lebenden Zelle wachsenden Sphärokrystalls, die Kenntnis einer Reihe von Thatsachen aus der Biologie und Morphologie der Zelle und Pflanze nötig ist; auf die wichtigsten dieser Thatsachen wollen wir in den nächsten Kapiteln eingehen.

Zuerst werden wir sehen, dass die Stärkekörner der Angiospermen stets in einem Chromatophor wachsen, welches das Stärkekorn ringsum völlig einhüllt. Nachdem wir dann die Struktur der Chloroplasten, die Funktion ihrer Bestandteile und die Form und Formänderungen der Chromatophoren im allgemeinen kurz geschildert haben, werden wir dazu übergehen zu zeigen, nach welcher Regel die Form der Stärkekörner abhängig ist von der Form und Beschaffenheit ihrer Chromatophoren. Im Kapitel O werde ich dann die wichtigsten bei den Angiospermen vorhandenen Formen der Stärkekörner in Beziehung zu dem vorher Auseinandergesetzten beschreiben. So würde dann das Nötigste über die Abhängigkeit des Wachstums der Stärkekörner mitgeteilt sein. Für das Verständnis der Entwickelungsgeschichte eines Stärkekornes sind aber, wie gesagt, in vielen Fällen die partiellen Lösungserscheinungen ebenso wichtig als die Anlagerungserscheinungen, und es werden deshalb des weiteren vorzüglich die Lösungserscheinungen besprochen.

J. Ausschliessliches Vorkommen der Stärkekörner in den Chromatophoren.

Es war hauptsächlich durch MOHLS (Vermischte Schriften, 1845, S. 361), NÄGELIS (III, S. 398), BÖHMS (I) und SACHS' (I; II; III, S. 320) Untersuchungen bekannt geworden, dass in den meisten Chlorophyllkörnern (den grünen Chromatophoren oder Chloroplasten) unter Umständen Stärkekörner auftreten; man glaubte jedoch bis zum Jahre 1880, wo SCHIMPERS (I) in der Stärke- und Chlorophyllkorn-Frage Epoche machende Arbeit über die Entstehung der Stärkekörner erschien, dass die Stärkekörner farbloser Pflanzenteile frei im Zellsafte oder frei im Cytoplasma lägen. SCHIMPER wies (I, S. 884) nach, dass auch dort die Stärkekörner in „eigentümlich lichtbrechende Körperchen von gewöhnlich kugeliger oder spindelförmiger Gestalt eingeschlossen oder an solchen befestigt sind". SCHIMPER nannte diese Körperchen damals Stärkebildner; es sind die später Leukoplasten benannten, farblosen Entwickelungsformen der Chromatophoren. Dass auch in der dritten Entwickelungsform der Chromatophoren, den Chromoplasten, Stärkekörner vorkommen können, ist aus verschiedenen Angaben in der Litteratur bekannt. Beweisend dafür, dass in den Chromoplasten Stärkekörner wachsen können, sind meine Beobachtungen über die Chromoplasten der Möhre (VII, S. 48); dort, bei Daucus Carota, sind die Chromoplasten von vorneherein farblos oder rötlich, gehen nicht aus Chloroplasten hervor und erzeugen Stärkekörner in ihrer Substanz. Auch das von mir

Digitized by Google

beschriebene Verhalten der Chromoplasten der Kronenblätter von Ranunculus Ficaria (VIII. S. 508), beweist sicher, dass die Stärkekörner in fertigen Chromoplasten wachsen können; denn diese in der Jugend grünlichen und stärkeführenden Chromoplasten lösen, ehe sie völlig gelb geworden sind, die Stärkekörner auf und erzeugen dann, wenn sie rein gelb sind, in sich grosse Mengen Stärke.

Es ist danach der Satz mit Sicherheit auszusprechen: Die Stärkekörner können in jeder Art der Chromatophoren wachsen.

Eine andere Frage ist es, ob die Stärkekörner bei den Angiospermen nur in den Chromatophoren wachsen können, nie im Cytoplasma, im Zellsaft oder im Zellkerne auftreten. Soweit meine Erfahrungen reichen und die guter Beobachter, ist kein Fall bekannt geworden, dass ein Stärkekorn einer angiospermen Pflanze ausserhalb eines Chromatophors gewachsen sei. Schon 1882 (VII, S. 60) habe ich die Frage genauer untersucht, „ob überall da, wo Stärkekörner in einer Zelle der Angiospermen vorkommen, auch Chromatophoren vorhanden sind, an oder in welchen die Amylumkörner wachsen". Ich kam zu dem Resultate, dass diese Frage zu bejahen sei, und dass es bei Anwendung der richtigen Untersuchungsmethoden auch in den schwierigsten Fällen gelinge, die Gegenwart der Chromatophoren nachzuweisen. Ich habe dort auch die beste Methode zur Beobachtung der Chromatophoren angegeben (S. 61) und will nur hinzufügen, dass unter Umständen auch das Gefrierenlassen ganzer Gewebestücke bei etwa -10^0 als Härtungsmethode vorzüglich zu verwenden ist.

Schon Crüger (I, S. 47), welcher die farblosen Chromatophoren noch für eine Substanz hielt, die im Begriffe ist Stärkemehl zu werden, fand (1854) die Chromatophoren immer da, wo er ernstlich danach suchte. Nur bei dem Stärkemehle der Euphorbien, an dem Potter (I) 1884 die Chromatophoren nachwies, konnte Crüger die letzteren nicht finden. Auch Schimper (III, S. 195) ist der Meinung, dass die Stärkekörner stets von Chromatophoren umgeben seien oder ihnen anlägen, und erklärt gegensinnige Angaben aus der Schwierigkeit, welche in manchen Fällen die Auffindung der Chromatophoren macht. 1880 allerdings hatte Schimper noch gemeint, die Stärkekörner könnten, wenn sie ausgewachsen seien, frei im Cytoplasma liegen, da er annahm (I, S. 885), die Chromatophoren verschwänden dann spurlos von der Oberfläche der Stärkekörner*).

Was nach dem Erscheinen von Schimpers und meinen Angaben gegen den in Rede stehenden Satz geschrieben wurde, ist unrichtig, wie ich mich durch sorgfältige Nachuntersuchung einiger mir noch unbekannter, in den gegensinnigen Angaben mitgeteilter Fälle, überzeugt habe. So beruhen die Behauptungen von Mikosch (I, 1885), dass die Stärkekörner in den Primordialblättern von Zea Mais (S. 192) und den jüngsten Geweben von Elodea frei im Cytoplasma entständen, und dass die Blätter, welche man auf Zuckerlösung legt,

*) Merkwürdigerweise schreibt Strasburger in neuester Zeit (Lehrbuch der Botanik, 1894, S. 60): „Die Substanz der Leukoplasten erschöpft sich schliesslich in der Bildung der Stärkekörner, und sind daher an fertigen Stärkekörnern Leukoplasten nicht mehr vorhanden." Wie folgenschwer ein derartiger Irrtum für die Auffassung der Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner ist, brauche ich wohl nicht besonders zu erörtern.

Digitized by Google

in gleicher Weise Stärke frei im Cytoplasma erzeugten (S. 188), auf sehr ungenauen Beobachtungen. MIKOSCH muss Körner beobachtet haben, welche aus der Chromatophorenhülle ausgetreten waren, infolge der Präparationsmethode. BELZUNG (I) hat 1887 eine fleissige Arbeit geliefert, in welcher er sich unter anderem ebenfalls gegen den in Rede stehenden Satz wendet. Die Resultate dieser Arbeit sind in völlig richtiger Weise durch SCHIMPER (Annales des Sciences nat., Bot., 1887, 6, p. 77) zurückgewiesen worden. BELZUNG (II) hat dann nochmals eine Untersuchung über die Entstehung der Stärkekörner angestellt, sich aber dazu gerade die schwierigsten Objekte herausgesucht, die ihm bei seiner Untersuchungsmethode negative Resultate liefern mussten. Er sagt am Schlusse seiner zweiten Arbeit: „On voit que l'idée principale à laquelle m'avait conduit mon précédent travail, savoir, l'amidon envisagé comme source et non comme produit de la chlorophylle, ne se trouve nullement modifiée par mes nouvelles recherches." Dennoch ist dieser Satz von BELZUNG falsch. Einige unrichtige Angaben über das freie Vorkommen der Stärkekörner finden sich auch bei KONINGSBERGER (I, 1891); so z. B. will dieser Autor Stärkekörner ohne Chromatophorenhülle bei Ornithogalum umbellatum, Muscari botryoides, Acorus gramineus gesehen haben und hat die letzteren auch an den Stärkekörnern von Ficaria ranunculoides, bei welchen SCHIMPER die Chromatophoren nachwies, nicht gefunden.

Es ist sonach der Satz, den ich schon 1882 ausgesprochen habe, festzuhalten: Wo Stärkekörner in den Zellen der Angiospermen entstehen, wachsen sie von ihrem ersten Anfange an bis zu ihrer definitiven Lösung in einem Chromatophor, nie entstehen sie, nie liegen sie in der normal lebenden Zelle frei im Cytoplasma oder dem Zellsafte.

Welche Bedeutung der gewonnene Satz für das Verständnis des Wachstums der Stärkekörner hat, wird schon aus dem folgenden hervorgehen.

Liegt das Stärkekorn stets in einem Chromatophor, so ist selbstverständlich die Möglichkeit gegeben, dass dieses Organ den hauptsächlichsten Einfluss auf das Wachstum des Stärkekornes ausüben kann. Dieser Einfluss hat thatsächlich aus folgenden Gründen statt. Die Chloroplasten sind die Assimilationsapparate der Zellen, in welchen bei Beleuchtung das Kohlensäureanhydrid unter Sauerstoffabgabe aus dem Chromatophor zu organischen Verbindungen verarbeitet wird. Unter den Assimilationsprodukten dieser Organe spielen die Kohlehydrate sicher eine Hauptrolle, und das häufig mit dem Assimilationsprozesse zeitlich völlig zusammenfallende Auftreten der Stärkekörner in den Chloroplasten macht es wahrscheinlich, dass die beleuchteten Chloroplasten selbst sehr schnell Amylose und Amylodextrin direkt oder indirekt aus dem C und dem H^2O aufzubauen imstande sind. Das Auftreten von Stärkekörnern in verdunkelten Chloroplasten, denen man Alkohole oder Zuckerarten zur Verfügung stellt, zeigt, dass die Chloroplasten ohne Zuziehung des Lichtes fähig sind, zugeführte Stoffe dieser Art zu Amylose zu kondensieren, und dieselbe Fähigkeit kommt anscheinend auch den anderen Chromatophoren der Angiospermen zu. So erzeugen und enthalten die Chromatophoren, diese Tröpfchen zähflüssiger Substanz, die Substanzen, welche das Stärkekorn zum Wachstum braucht, und können sie, da das Stärkekorn direkt in ihnen entsteht, auch direkt an dasselbe abgeben. Wie wir sehen

Digitized by Google

werden, erzeugen die Chromatophoren auch die Diastase, welche ebenfalls direkt auf die Stärkekörner einwirken kann, sobald die Stärkekörner in den Chromatophoren wachsen.

K. Die völlige und konstante Umhüllung eines jeden Stärkekornes durch die Substanz seines Chromatophors.

Eine für das Verständnis der Beziehung zwischen Stärkekorn und Chromatophor wichtige Frage ist, ob die Stärkekörner stets ganz von der Substanz der Chromatophoren umschlossen sind, oder ob sie teilweise frei in das Cytoplasma hineinragen können.

Die direkte Entscheidung dieser Frage ist häufig sehr schwierig, in anderen Fällen ganz unmöglich. Es ist deshalb auch erklärlich, dass der erste, welcher sich mit dieser Frage beschäftigte, SCHIMPER, die Frage so beantwortete, wie sie bei nicht speziellem Eingehen auf den Gegenstand aufgefasst werden musste. SCHIMPER meinte, die Stärkekörner seien in gewissen Fällen völlig umhüllt von der Substanz des Chromatophors, in anderen Fällen aber sässen sie dem Chromatophor nur auf, während ein grosser Teil, oft der grösste Teil des Stärkekornes direkt vom Cytoplasma umschlossen sei. Er sagt (I, S. 882): „In den Stengeln vieler Pflanzen ist die Entstehung der Stärkekörner aus Chlorophyllkörnern eine von diesem Schema nicht unwesentlich abweichende. Da entstehen die Stärkekörner nämlich nicht an beliebigen Punkten des Chlorophyllkornes, sondern ausschliesslich dicht unter der Oberfläche desselben (Beispiel: Markparenchym des Stengels von Oxalis Ortgiesi etc.). Die dünne, die Stärkekörner überziehende Chlorophyllschicht wird früh durchbrochen und dieselben kommen auf diese Weise frei hervorzuragen*). Manchmal scheinen sie übrigens von Anfang an ganz oberflächlich zu liegen.“ Später giebt dann SCHIMPER (IV, S. 210) eine weitere Mitteilung über die Vorstellung, welche er sich über diese Verhältnisse gebildet hat. Er sagt: „Das Stärkekorn und das dasselbe tragende Bildungsorgan liegen nämlich, wie bekannt, nicht im Zellsafte, sondern sind im Protoplasma eingebettet, und dasselbe ist, wie HANSTEIN zuerst nachwies, an den Kontaktstellen mit dem Stärkekorne sehr dicht.“ Und in der Kritik der BELZUNG'schen Arbeit (V, p. 78) sagt er: „Enfin, il ne faut pas oublier que le grain d'amidon et son leucite sont entourés, d'une membrane protoplasmatique très dense (le Plasmasäckchen de HANSTEIN), une solution d'amidon, sécrétée par le leucite, pourrait, par conséquent, se répandre par capillarité sur toute la surface du grain, dans ce cas aussi, prendrait la forme d'une massue.“ Später hat sich BINZ mit der Frage eingehender beschäftigt. Er wandte zur Untersuchung der Chloroplastenhülle die Schwefelsäurebehandlung an, welche zuerst von DEHNEKE (I, S. 29) benutzt, von mir dann später (VII, S. 61) ebenfalls für Chloroplasten und Leukoplasten angewandt und empfohlen wurde. BINZ untersucht die stärkespeichernden Chloroplasten von Pellionia Daveauana und findet, dass ältere

*) Der gesperrte Druck ist im Original nicht vorhanden.

Digitized by Google

Stärkekörner die Chloroplasten sprengen, dann also frei an das Cystoplasma grenzen müssen. Er spricht das Resultat seiner Untersuchung folgendermassen aus (I a, S. 14): „Das Stärkekorn bildet sich im kugeligen, allseitig geschlossenen Chlorophyllkorn selbst als kugelförmiges kleines Korn, welches dem vorderen kugeligen Teile des erwachsenen Stärkekornes entspricht. Während dieses kugelige Korn wächst, wird der Chloroplast mehr und mehr gedehnt, bis er nur noch ein dünnes, grünes Häutchen auf der Oberfläche des Stärkekornes bildet.

2) Man kann dann wahrnehmen, wie sich das Grün des Stärkebildners mehr und mehr auf einen Pol zusammenzieht, während der übrige Teil des Stärkebildners farblos wird; dabei beginnt das Korn eiförmige Gestalt anzunehmen, es wird exzentrisch, indem es dort, wo der grüne Teil des Stärkebildners liegt, mehr zunimmt als am vorderen Teile. In diesem Stadium besteht also der Stärkebildner aus zwei Teilen, einem chlorophyllhaltigen und einem farblosen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass nun die ganz herumlaufenden Schichten gebildet werden.

3) Der farblose Teil des Stärkebildners reisst am vorderen Ende auf; das Stärkekorn tritt dort mehr und mehr frei heraus und der Stärkebildner haftet kappenförmig am hinteren Ende des Kornes. Es entstehen von diesem Momente an keine ganz herumlaufenden, sondern nur noch kappenförmige, sich am Rande gegen vorn hin auskeilende Schichten. Das Korn wächst nun nur noch in die Länge, es nimmt cylindrische Form an."

Binz lässt schliesslich (I a, S. 30) sogar die Stärkekörner frei in die Zellsaftvakuole hineinragen. Er sagt: „Die Stärkekörner sind fast ringsum von einer Plasmahaut umgeben und ragen nur an ihrem vorderen Ende in die Zellsaftvakuolen hinaus." Binz nähert sich in seiner Auffassung insofern mehr der Wahrheit, als er das Reissen des Chloroplasten ziemlich spät eintreten lässt. Ich bin schon seit Jahren durch meine Untersuchungen davon überzeugt, dass die Chromatophorensubstanz jedes Stärkekorn stets solange vollkommen umhüllt, als letzteres in der lebenden Zelle liegt; mag das Stärkekorn in einem Chloroplasten, Chromoplasten oder Leukoplasten wachsen. Das Stärkekorn grenzt in keiner Periode seines Lebens direkt an das Cytoplasma.

Der exakte Beweis für diese Anschauung ist aus einem einfachen Grunde nicht für alle Fälle zu erbringen, für die meisten nur sehr schwierig. Der Grund liegt in der geringen Dicke der Schicht, welche das Chromatophor häufig auf dem Stärkekorne bildet. Es lässt sich leicht zeigen, dass die Substanz des Chromatophors, durch das in dem Chromatophor wachsende Stärkekorn, unter Umständen so stark gedehnt wird, dass die Schicht unsichtbar sein muss, auch wenn man sie unter den günstigsten Bedingungen, mit den besten Instrumenten beobachten könnte.

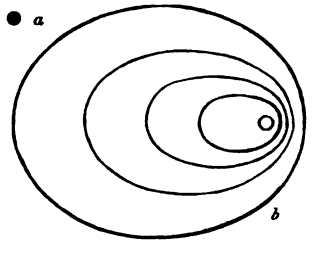


Fig. 8. Leukoplas *a* u. Stärkekorn *b* von Adoxa. Vergr. 600.

Berechnen wir z. B. den Inhalt des ungefähr kugeligen, in Fig. 8 a seiner Form und Grösse (bei 600facher Vergrösserung) nach skizzierten Leukoplasten von Adoxa und untersuchen wir, wie dick die Schicht von dessen Substanz wird, wenn wir sie gleichmässig auf einem grossen Stärkekorne von Adoxa ausbreiten, wie es seinem grössten Umrisse nach in Fig. 8 b (bei 600facher Vergrösserung) skizziert ist, so finden wir, dass der Durchmesser dieser Schicht

Digitized by Google

kleiner wird als die Länge einer halben Wellenlänge eines Lichtstrahles von mittlerer Wellenlänge.

In folgender Rechnung ist das Chromatophor als Kugel angenommen, das Stärkekorn als ein durch Rotation der der grössten Schnittfläche des Stärkekornes entsprechenden Ellipse um die grosse Achse erzeugtes Ellipsoid. Durch letztere Annahme wird ein Fehler in die Rechnung gebracht, welcher dazu führt, dass die Schicht dünner gefunden wird, als sie in Wahrheit auf dem Stärkekorne sein würde. Da jedoch das Stärkekorn exzentrisch gebaut ist, der Leukoplast also an der Basis des Kornes mindestens 5mal so dick ist als an der Spitze, so ist die dünnste Stelle desselben entschieden dünner als es unsere Rechnung ergiebt.

Der Radius des als Kugel (in Annäherung) aufgefassten Leukoplasten beträgt im Mittel:

$$\frac{0{,}7}{440} = 0{,}0015909 \text{ mm} = r$$

Die Stärkekörner werden (in Annäherung) als (um die grosse Achse rotierende) Rotationsellipsoide aufgefasst. Von einem grossen Korn beträgt die halbe grosse Achse:

$$\frac{7}{220} = 0{,}0318 \text{ mm} = a$$

Die halbe kleine Achse beträgt:

$$\frac{17}{670} = 0{,}025373 \text{ mm} = b$$

Unter den gemachten Annahmen gilt nun die Gleichung:

$$\frac{4}{3} r^3 \pi = \frac{4}{3} (a + x) (b + x)^2 \pi - \frac{4}{3} a b^2 \pi$$

in unserem Falle also:

$$\frac{4}{3}\left(\frac{0{,}7}{440}\right)^3 \pi = \frac{4}{3}\left(\frac{7}{220} + x\right)\left(\frac{17}{670} + x\right)^2 \pi - \frac{4}{3}\frac{7}{220}\left(\frac{17}{670}\right)^2 \pi$$

also:

$$x^3 + \left(\frac{7}{220} + \frac{17}{335}\right) x^2 + \left(\frac{7}{110}\frac{17}{670} + \frac{17^2}{670^2}\right) x - \left(\frac{0{,}7}{440}\right)^3 = 0,$$

oder:

$$x^3 + 0{,}0825656\, x^2 + 0{,}0022584\, x - 0{,}0000000040266 = 0$$

Zufolge genauer Ausrechnung zeigt es sich, dass von den drei Wurzeln der Gleichung nur eine einen reellen Wert besitzt, welcher Wert eine sehr kleine positive Grösse sein muss. Für unsere Zwecke genügt es, diesen Wert annähernd dadurch zu bestimmen, dass zwei Grenzen festgesetzt werden, zwischen denen er liegen muss. Setzen wir z. B. $x_1 = 0{,}000001$, dann haben die Glieder mit der 2. und 3. Potenz von x keinen Einfluss mehr, da sie zu klein werden, die Gleichung würde also lauten:

$$0{,}00000000225846 - 0{,}0000000040266 = 0.$$

was zeigt, dass der Wert 0,000001 für x zu klein ist.

Setzen wir nun $x_2 = 0{,}000002$, dann haben die Glieder mit der 2. und 3. Potenz von x immer noch keinen Einfluss, die Gleichung würde also lauten:

$$0{,}0000000045168 - 0{,}0000000040266 = 0,$$

was zeigt, dass der Wert 0,000002 für x zu gross ist.

Der wirkliche Wert von x liegt also zwischen 0,000001 und 0,000002 mm.

Digitized by Google

Daraus ergiebt sich also die grösste Dicke, welche die Schicht der Chromatophorensubstanz von Adoxa an der Spitze eines grösseren Stärkekornes besitzen kann, zu höchstens 2 Millionstel Millimeter; die Länge einer halben Lichtwelle mittlerer Wellenlänge beträgt etwa 0,00025 mm, also mehr als das 100 fache.

Zieht man jedoch die Fälle zu Rate, wo die Chromatophorensubstanz noch sichtbar sein kann, so findet man, dass sie dort auch stets sichtbar zu machen ist.

Am geeignetsten zur Entscheidung der Frage sind die Chloroplasten, da deren Substanz teilweise intensiv gefärbt und relativ widerstandsfähig ist. Was ich an Leukoplasten beobachten konnte, stimmt mit dem an den Chloroplasten Gefundenen überein.

Bei der Untersuchung der Frage an Chloroplasten hat man in erster Linie und äusserst sorgfältig darauf zu achten, dass das Chromatophor intakt ist. Man muss die sorgfältigst ohne Druck und Verschiebung der Zellen hergestellten Schnitte in feuchter Kammer (trocken) unter dem Deckglase, in 3—5-proz. Zuckerlösung und in 5—10-proz. Salpeterlösung, die mit Eosin gefärbt ist, untersuchen, um festzustellen, wie die Chloroplasten intakter Zellen aussehen; auch mittels Osmiumsäuredämpfen gehärtetes Material kann man zum Vergleich verwenden. Betrachtet man nun so z. B. die sehr grossen, in Chloroplasten liegenden Stärkekörner von Oxalis Ortgiesi, wie sie in Fig. G, Taf. 9 dargestellt sind, so sieht man, dass an der Basis der Stärkekörner der Chloroplast eine etwas dickere Schicht bildet, in welcher die Grana meist in einfacher Schicht liegen, zugleich auch sehr häufig kleine farblose Körnchen (vielleicht Einschlüsse von Proteïnkörnchen). Die durch die Grana intensiv grün gefärbte Schicht ist am Rande nicht scharf begrenzt, sondern wird nach der Spitze des Kornes zu allmählich dünner. Es scheint mir so, als ob die Grana in den dünneren Teilen des Chloroplasten flach gedrückt, linsenförmig oder plattenförmig gedehnt würden, so dass ihr grösster Umriss zunehmen würde, ihre Färbung scheinbar abzunehmen schiene. An der Spitze des Stärkekornes erscheint die Chromatophorensubstanz schwach gelblich; sie würde mit Sicherheit nicht mehr direkt zu erkennen sein, wenn sie nicht in vielen Fällen die gleichen Körnchen (*k*) führte, wie die deutliche Grana zeigende dicke Schicht.

Dasselbe Verhalten beobachtet man auch bei stärker exzentrischen Körnern, wie bei solchen, welche in Taf. 9, Fig. F*c* abgebildet sind.

Bei noch stärker exzentrischen Körnern ist in vielen Fällen die Schicht so stark gedehnt, dass ihre Nachweisung Schwierigkeiten macht. Vorzüglich ist das dann der Fall, wenn der gedehnte Teil des Kornes nur auf sehr kurze Strecken gedehnte Grana zeigt und wenig Körnchen enthält. So ist es z. B. bei Pellionia Daveauana.

Untersucht man grössere normale Körner dieser Pflanze (etwa 33 μ lange), so findet man, wie es Fig. B, Taf. 4 zeigt, dass das Chromatophor eine ziemlich dicke, dunkelgrüne Schicht an der Basis bildet, in welcher die Grana vorzüglich angehäuft sind und dort in 2 bis 3 Lagen liegen. Am Rande, wo die Schicht sich auskeilt, sieht man allermeist noch einige etwas heller grün erscheinende Grana liegen, während in vielen Fällen kleine farblose Körnchen die Fortsetzung des Chloroplasten über den oberen Teil des Kornes verraten. In den Chloro-

Digitized by Google

plasten liegt allermeist ein grösseres oder kleineres Proteïnkrystalloid oder ein paar kleine Proteïnkrystalloide, die leicht verquellen, wenn die Zelle abstirbt. In manchen Fällen fehlen Körnchen und Proteïnstoffkrystalloide.

Leichter erkennt man das Geschlossensein der Chloroplastenschicht dann, wenn man das Stärkekorn aus dem Chloroplasten herausslöst.

Will man in dieser Weise den Chloroplasten von Pellionia durch Lösung des Stärkekornes mittelst Schwefelsäure isolieren, so muss man sich in einem auf dem Objektträger, ohne Einschlussmittel, liegenden, lebenden Längsschnitte der Achse eine völlig intakte Zelle aufsuchen und ein grosses Stärkekorn derselben einstellen. Man lässt den Schnitt einige Minuten abtrocknen, damit die Säure durch den Zellsaft nicht zu sehr verdünnt werde, legt ein Deckglas auf, stellt das Stärkekorn (Fig. A *a*) wieder genau ein und lässt frische, konzentrierte Schwefelsäure unter das Deckglas fliessen, während man beobachtet. Unter günstigen Umständen sieht man nun die Lösung des Stärkekornes eintreten, ohne dass vorher Quellung des letzteren und dadurch Zerreissung des Chloroplasten eingetreten ist. In diesem Falle bleibt nach Lösung des Stärkekornes der Chloroplast als ein geschlossener Ring, dessen dickere Basis dunkelgrün ist und allmählich in den gelblichen, dünneren Teil übergeht (Fig. A *b*, Taf. 4), im Präparate liegen. Auch bei noch grösseren Stärkekörnern von Pellionia, z. B. bei einem solchen von 45 μ Länge, wie es in Fig. J dargestellt ist, erscheint nach sorgfältiger Schwefelsäurebehandlung der Chloroplast stets oben, an der Spitze des Kornes, geschlossen; allerdings ist dann meist die Schicht des Chloroplasten an der Spitze des Stärkekornes sehr dünn.

Figuren, wie sie Binz auf Taf. V in Fig. 4, 6, 7, 8 giebt, sind bei vorsichtigem Arbeiten nie zu beobachten; sie kommen nur dann zustande, wenn die Stärkekörner vor der Lösung quellen und so die Chloroplastenhülle sprengen. Auf S. 23 seiner Arbeit giebt Binz übrigens selbst an, dass er bei Untersuchung zentrischer Stärkekörner, wo er von vornherein annehmen musste, dass die Chromatophorenmasse das Stärkekorn rings umschliesse, das Zerreissen der Chromatophoren durch Quellung der Stärkekörner erkannt hat.

In manchen Fällen lässt sich die dünne Schicht des Chloroplasten, welche die Spitze exzentrischer Stärkekörner umgiebt, leichter mittelst einer anderen Methode sichtbar machen. Es besteht diese Methode in der Härtung des Chloroplasten mittelst Sublimatalkohols und Färbung des bleibenden Stromarestes mittelst Säurefuchsins, im wesentlichen nach dem Verfahren von Altmann. Sorgfältig, ohne Druck abgeschnittene Stückchen der Achse von Pellionia, Dieffenbachia oder andere passende Objekte wurden in Sublimatalkohol eingelegt, bis sie entfärbt waren. Der Sublimatalkohol wurde aus 5 g Sublimat und 100 g absolutem Alkohol bereitet, den ich zuletzt mit 10 Tropfen Salzsäure ansäuerte, als sich herausgestellt hatte, dass in saurer Lösung die Präparate reiner blieben. Die entfärbten Pflanzenteile wurden mehrmals in frischen 95-proz. Alkohol gelegt, um das Sublimat su entfernen, und hierauf wurden dünne Schnitte davon hergestellt. Die Schnitte wurden 18 Minuten in eine Lösung von Säurefuchsin (20 g Säurefuchsin, 3 ccm Anilinöl, 200 ccm Wasser) eingelegt, dann mit Pikrinsäurelösung (50 ccm gesättigte alkoholische Pikrinsäurelösung und 100 ccm Wasser) so lange ausgewaschen, bis keine Abgabe von Farbstoff mehr stattfand,

Digitized by Google

in Alkohol gelegt, um die Pikrinsäure zu entfernen, und zuletzt 15 Minuten in Chloroform gelegt. Die von Chloroform durchtränkten Schnitte wurden in Kanadabalsam eingebettet.

Ist die Färbung gut gelungen, so sind die Chromatophoren tief rot gefärbt und umhüllen das farblose Stärkekorn. Sind Körnchen in den Chloroplasten vorhanden, so werden sie dunkelrot ebenso wie die eventuell vorhandenen Proteïnstoffkrystalloide. Bei schlecht gelungener Färbung erscheint in manchen Fällen das Stärkekorn rötlich, lockere Schichten desselben auch dunkler rot gefärbt, während das Chromatophor eine gelbliche oder orange Färbung annimmt.

In Fig. N und L sind die gut gehärteten und ziemlich gut gefärbten Hüllen zweier normal herangewachsener Stärkekörner von Pellionia, welche Proteïnstoffkrystalloide und rote Körnchen, die vielleicht auch Proteïnstoffkrystalloide oder Proteïnstoffkörnchen sind, zeigen, abgebildet. Die gedehnten, dünnen Stellen des Chloroplasten sind hier vielleicht schon ein wenig zu dick dargestellt. Viel dicker erscheinen die Hüllen bei solchen Stärkekörnern, welche in Lösung begriffen sind, wie aus der Figur hervorgeht.

Bei Dieffenbachia ist bei grossen, normal herangewachsenen Stärkekörnern, wie sie z. B. Fig. H darstellt, die gefärbte Hülle an der Spitze der Körner oft relativ schwierig zu erkennen, bei kleineren Stärkekörnern, welche in relativ grossen Chloroplasten liegen, oder bei in Lösung begriffenen Stärkekörnern lässt sich dagegen die Hülle mit Leichtigkeit nachweisen. Fig. J, Taf. 3, stellt ein Korn mit einer gut gefärbten Hülle dar, während Fig. K ein schwach rot gefärbtes Stärkekorn zeigt, dessen Hülle keinen Farbstoff gespeichert hatte.

Zur Not kann man zur Untersuchung dieser Verhältnisse mit System E von Zeiss in Jena auskommen, besser mit der homogenen Immersion $^1/_{12}$ von Zeiss oder mit den für diese Zwecke vorzüglichen homogenen Apochromat-Immersionen.

Nach den von mir erhaltenen, hier der Hauptsache nach geschilderten Untersuchungsresultaten halte ich es für wahrscheinlich, dass jedes Stärkekorn zeitlebens von der Masse des Chromatophors, sei derselbe ein Chloroplast, Leukoplast oder Chromoplast, völlig umschlossen wird.

Die vollkommene Umhüllung des Stärkekornes durch die Masse des Chromatophors ermöglicht eine allseitige, direkte Beeinflussung des wachsenden und des gelöst werdenden Stärkekornes durch das Chromatophor. Jede Stelle der Oberfläche eines Stärkekornes ist mit der Mutterlauge direkt in Berührung, wächst unter dem direkten Einflusse des die Amylose und die Diastase erzeugenden Organes. Schimper, welcher, wie wir sahen, annahm, dass „die exzentrischen Stärkekörner nur mit einem Teile ihrer Oberfläche mit dem Bildungsorgan in Berührung" seien, erklärte die Ernährung der nicht vom Chromatophor berührten Stellen unter Annahme eines kapillaren Aufsteigens einer vom Chromatophor abgegebenen Mutterlauge zwischen Stärkekornoberfläche und Cytoplasma (IV, S. 210). Nägeli (X, S. 666) hat die Anschauung bekämpft, Die Hypothese Schimpers ist jetzt ebenso wie die Kritik Nägelis gegenstandslos geworden.

Digitized by Google

L. Struktur und wahrscheinliche Funktion der verschiedenen morphologischen Bestandteile der Chloroplasten.

Nach meinen früheren Untersuchungen und den neu gemachten Erfahrungen erscheint mir der Chloroplast als ein je nach Umständen mehr oder weniger zähflüssiger Tropfen einer farblosen oder hellgelblichen Substanz (Stroma), in welcher zähflüssige Tröpfchen (Grana) einer durch Chlorophyllfarbstoff dunkelgrün gefärbten Substanz liegen (Taf. 4 a α und b α), ferner, als feste Körper, mehr oder weniger gut ausgebildete Krystalloide (Taf. 4, Fig. B und L) von Proteïnstoffen und die Stärkekörner wachsen können.

Bezüglich der Färbung des Stroma habe ich früher (VII, S. 24) nicht entscheiden können, ob dasselbe farblos oder sehr hellgrün sei. Auch SCHIMPER (III, S. 153) blieb es zweifelhaft, ob das Stroma farblos oder schwach gefärbt sei; er entschied sich jedoch für das erstere. BERTHOLD (I) hält es wegen der Farblosigkeit der bei der Teilung der Chloroplasten auftretenden Querzone für wahrscheinlich, dass das Stroma farblos sei, und BINZ (I, S. 37) erklärt das Stroma für farblos, weil ihm das Häutchen, in welches der Chloroplast der Pellioniastärke ausläuft, farblos erscheint. Ich halte es jetzt für sicher, dass das Stroma keinen Chlorophyllfarbstoff enthält, dass es allermeist farblos, selten gelblich gefärbt ist. Häufig täuschen schwach grüne Grana eine Färbung des Stroma vor, noch häufiger grünliche Beleuchtung, welche von tiefer im Schnitte liegenden Chloroplasten bewirkt wird.

Ich will übrigens hier auf eine Beobachtung hinweisen, welche ich sowohl bei den Chloroplasten von Pellionia als auch bei den ergrünten Leukoplasten der Kartoffelknolle (in Schnitten, welche in 3,5-proz. Rohrzuckerlösung lagen) öfter gemacht habe. Ich sah nämlich in dem über dem Stärkekorn ausgebreiteten Stroma überall fast oder ganz farblose Grana liegen, so wie ich es in Fig. a, Taf. 4 dargestellt habe. Die sich rot färbenden Körnchen im Stroma der Fig. L und N, Taf. 4, sind wahrscheinlich Einschlüsse dieser „Albigrana". Da ich die Albigrana noch nicht näher untersucht habe, so will ich auf dieselben in dem Folgenden gar keine Rücksicht nehmen und unter Grana stets nur die grünen Grana verstehen.

Wir wissen mit Sicherheit, dass die Chloroplasten den Sauerstoff des bei der Kohlenstoffassimilation verbrauchten Kohlensäureanhydrids ausscheiden; wir können daraus schliessen, dass wahrscheinlich auch in den Chloroplasten die Assimilation des Kohlenstoffs der Kohlensäure erfolgt. Da nur die Grana führenden Chromatophoren Sauerstoff ausscheiden, so sind vielleicht die Grana die Apparate der Assimilation. Die farblose sowohl als auch nicht minder die grüne Partie der Chloroplasten vermag, wie die direkte Beobachtung lehrt, Stärkesubstanz auszuscheiden. Das Stärkekorn wächst ja vollkommen innerhalb des Chloroplasten und muss sein Krystallisationsmaterial direkt von ihm beziehen. Die ungefähre Proportionalität zwischen der Dicke der Chromatophorenschicht und der darunter wachsenden Stärkeschichten macht es wahrscheinlich, dass das Chromatophor die Erzeugung der Stärkesubstanz besorgt. Da sowohl die farblose als auch die Grana führende Partie des Chromatophor Stärkesubstanz erzeugt, so ist es wahrscheinlich, dass es nur das

Digitized by Google

Stroma ist, welches die Stärke erzeugt. Dafür spricht auch eine Erscheinung, welche ich bei Haemaria discolor beobachtet und schon 1886 (III, S. 343) mitgeteilt habe. Sie ist deshalb interessant, weil es ja denkbar wäre, dass die kleinen polyadelpischen Stärkekörnchen in den Grana entständen und diese dann nur mehr oder weniger stark dehnten. Bei Haemaria finden sich in der Achse Chloroplasten, in welchen äusserst zahlreiche Stärkekörnchen wachsen; diese sind, wenn sie reichlich Stärkekörnchen führen, nicht immer homogen grün, sondern es finden sich häufig die granaführenden Partieen als mehr oder weniger zusammenhängende kleinere Massen in der aus farblosem Stroma und den von diesem eingehüllten Stärkekörnchen bestehenden Hauptmasse des Chloroplasten eingeschlossen (Fig. E, F, Taf. 5). Es wäre zu untersuchen, ob nicht alle Kondensationsprozesse sich im Stroma des Chloroplasten abspielten.

Das Stroma scheint aber auch das Organ zu sein, in welchem die **Diastase** gebildet wird. Was für diese Anschauung spricht, mag hier kurz zusammengestellt werden.

Zuerst giebt es einige Anhaltspunkte dafür, dass die Diastase, welche die Stärkekörner löst, weder im Cytoplasma noch in den Vakuolen angehäuft ist.

Gegen das Vorkommen der Diastase im Zellsaft spricht zuerst sehr energisch die Thatsache, dass dieses Enzym aus frischem Gewebe, auch wenn dasselbe getötet ist, sich sehr schwierig ausziehen lässt. Ferner müssten im Cytoplasmabeleg liegende stabförmige Stärkekörner, wie die von Dieffenbachia und Pellionia, sich bei der Lösung einseitig, nach der Vakuolenwand zu, abflachen, wenn die Diastase vom Zellsaft aus nach dem Stärkekorn hinwanderte. Diese Stärkekörner bleiben aber stets drehrund, wie das in der Monographie der Stärkekörner von Pellionia und Dieffenbachia besonders hervorgehoben ist.

Es spricht die letztere Thatsache auch einigermassen dagegen, dass das Cytoplasma der Speicher oder Erzeuger der Diastase sei, da ja in diesem Falle die in Lösung gehenden Stärkekörner hier und da zweiseitig abgeflacht werden müssten. Ich glaubte anfänglich in einer Angabe von DEHNECKE (I, S. 11) einen Beweis dafür finden zu können, dass die Diastase im Cytoplasma gelöst sei. DEHNECKE liess ganze Pflanzen und Stengel (S. 12) verschiedener Pflanzen, vorzüglich von Impatiens parviflora am Klinostaten rotieren, um zu verfolgen, wie die stärkeführenden Chloroplasten der Leitbündelcylinderscheide, der Schwere gehorchend, bei der Rotation der Zelle an der Zellwand hinwanderten. Nachdem die Wanderung der Chloroplasten einige Tage gedauert hatte, sah DEHNECKE dieselben platzen. Er sagt: „Die Chlorophyllkörner platzen nämlich. Nach einigen Stunden sind die meisten Stärkekörner aus ihren Hüllen ausgeschlüpft. Frei im Protoplasma liegend, bekommen sie nach wenigen Stunden eine centrale Vakuole, sich von innen nach aussen auflösend, werden dann hohle Kugeln, zerfallen ganz, und es bleibt schliesslich nichts übrig, wie ein Häufchen feiner, weisser Körnchen, die nach 12 Stunden meist verschwunden sind. So kann also jede Zelle der Stärkestrasse durch Rotieren des Stengels der Stärke beraubt werden. Zuerst folgt innen der Chlorophyllhaufen geschlossen der Schwerkraft, dann zerteilt sich derselbe, und jedes Korn setzt für sich seinen Weg fort; eher oder später platzen die Chlorphyllkörper, die Stärke schlüpft aus und wird vom Protoplasten aufgelöst; nach längstens 70 Stunden ist alle Stärke

Digitized by Google

verschwunden." Wäre diese Angabe richtig, so ginge daraus hervor, dass das Cytoplasma der Angiospermen imstande sei, die Stärke zu lösen.

Ich habe ein ausgewachsenes Stengelstück von Impatiens Sultani und ein jugendliches von Impatiens Balsamina 14 Tage und 7 Tage rotieren lassen. Das erstere Stengelstück liess keine Veränderung in dem Stärkegehalte und der Beschaffenheit der Chromatophoren erkennen; in dem letzteren Stengelstücke war nach 7 Tagen in allen Zellen des Stengels die Stärke gelöst, wie das ja bei einem noch wachsenden abgeschnittenen Stengel voraussichtlich der Fall sein musste, doch waren alle Chloroplasten intakt. Ein Ausstossen der Stärkekörner konnte nicht beobachtet werden.

Für das Vorkommen der Diastase in den Chromatophoren und zwar im Stroma derselben sprechen einige gewichtige Thatsachen. Es ist zuerst die Beziehung, welche zwischen der Form der Chromatophoren und den Lösungserscheinungen der Stärkekörner von Dieffenbachia und Pellionia zu beobachten ist. Ich habe diese Beziehung später in dem Kapitel über die Stärkekörner von Dieffenbachia genauer auseinandergesetzt. Wenn man genau auf die Verteilung der leichter und schwerer löslichen Partien im Stärkekorn achtet, zeigt es sich, dass ein Stärkekorn da besonders stark angegriffen wird, wo die Stromaschicht am dicksten ist. Dass dieses Verhältnis nicht deutlicher und leichter erkennbar hervortritt, ist in den Eigenschaften der Diastase begründet. Da die Diastasewirkung gehindert wird, wenn sehr starke Anhäufung der Lösungsprodukte der Stärke eintritt, so wird unter gewöhnlichen Umständen die Differenz zwischen der Arbeitsleistung der dicken und dünnen Stromaschicht, bis zu einem gewissen Grade ausgeglichen; denn die Ableitung der Lösungsprodukte ist ringsum ungefähr gleich, die Erzeugung derselben an den Stellen am reichlichsten, an denen die meiste Diastase arbeitet. Tritt sehr energische Ableitung der Lösungsprodukte ein oder ist die Diastasewirkung im allgemeinen eine sehr langsame, so kann die Differenz stärker zur Geltung kommen.

Man könnte meinen, dass es nicht zulässig sei, anzunehmen, dass die Chromatophoren sowohl die Organe der Stärkebildung als auch die Organe der Stärkelösung seien. Es darf aber selbst die Annahme, dass das Stroma beide Funktionen besässe, gemacht werden, wenn man nur einen Wechsel der Leistung annimmt. Es würde sich dann, um ein Bild zu gebrauchen, das Stroma wie Schwefelsäure verhalten, welche im konzentrierten Zustande Kohlehydrate kondensiert, in verdünntem aber invertiert.

Von diesem Gesichtspunkte aus stimmen einige Thatsachen, welche Brown und Morris (V, S. 645) fanden, mit der Annahme, dass das Stroma beide Leistungen ausführt.

Es wurde von diesen Autoren nämlich erkannt:

1) dass Blätter, welche unter guten Assimilationsbedingungen standen, um 5 Uhr und 3 Uhr nachmittags weniger Diastase enthielten als um 10 Uhr und 11 Uhr nachmittags;

2) dass ein Stück eines abgeschnittenen Blattes, welches kurz nach einer kräftigen Assimilationsperiode untersucht wurde, weniger Diastase enthielt als ein Stück desselben Blattes, welches nach der Assimilationszeit erst einige Zeit im Dunkeln gelegen hatte;

Digitized by Google

3) dass Blätter, welche an der Pflanze kräftig Stärke erzeugt haben, viel weniger Diastase enthalten, als solche Blätter, welche von 47 bis 96 Stunden verdunkelten Pflanzen stammen und ihre Stärke während der Verdunkelung verloren haben.

Es herrscht also zwischen Assimilation und Diastasegehalt des Blattes die Relation, dass bei Zunahme der Assimilation eine Abnahme der Diastase des Blattes erfolgt, und umgekehrt, dass bei Abnahme der Assimilation eine Zunahme des Diastasegehaltes eintritt.

Es ist aber wahrscheinlich, dass die Diastasezunahme während der Stärkelösung und die Abnahme während der Assimilation gar nicht mit dem Assimilationsprozess sondern mit der Kondensationsthätigkeit des Stromas in direkter Beziehung steht, die selbst im assimilierenden Laubblatt von der Assimilation abhängig ist, welche ihr das zur Kondensation (z. B. Stärkebildung) nötige Material liefert. Dass zwischen Kondensationsthätigkeit des Stromas und Diastasebildung eine direkte Beziehung thatsächlich besteht, dafür spricht bestimmt das Resultat eines anderen Versuches von Brown und Morris (V, S. 650). Sie fanden nämlich, dass Blattstücke, welche mit Zuckerlösung gefüttert waren und aus dieser Stärke bildeten, weniger Diastase enthielten als diejenigen Stücke der gleichen Blätter, welche auf Wasser gelegen hatten.

Vielleicht lässt sich diese Frage, ob auch in den Assimilationsversuchen nur die Kondensationsarbeit das Entscheidende für die Abnahme der Diastase ist, dadurch entscheiden, dass man Blätter, welche wenig oder keine Stärke erzeugen bezüglich der Zunahme der Diastase, nach der Beleuchtung, im Dunkeln, mit solchen Blättern vergleiche, welche reichlich Stärke erzeugten. Würde die Diastasemenge der keine Stärke erzeugenden Blätter beim Verdunkeln nicht zunehmen, so würde damit bewiesen sein, dass die Kondensationswirkung des Stromas in direkter Beziehung zur Diastaseerzeugung stände. Zugleich würde bewiesen sein, dass nicht der „Hunger" als Reiz für die Diastasebildung wirke, wie Brown und Morris (V, S. 648) meinen. Würden sich die stärkefreien Blätter wie die stärkehaltigen verhalten, so wäre gegen die in Rede stehende Anschauung nichts dadurch ausgesagt, da ja die Stärkebildung nicht der einzige Kondensationsprozess ist, welcher sich in der Zelle abspielt, und es immerhin möglich wäre, dass z. B. auch die Bildung von Rohrzucker aus Dextrose und Lävulose in dem Stroma stattfände.

Wie dem auch sei, das ist festzuhalten, dass in der Zeit, in welcher die Chloroplasten Stärke erzeugen, die Diastasewirkung der Blätter eine relativ geringe ist, und diese Thatsache stimmt, wie gesagt, gut mit unserer Anschauung, dass das Stroma der Chromatophoren die Kondensation und Inversion der Kohlehydrate besorgt. Führt das Stroma beide Leistungen aus, so kann dasselbe, wie gesagt, diese nur abwechselnd ausüben, nicht gleichzeitig, und deshalb wird es verständlich, dass die Diastasebildung diese Beziehung zur Stärkebildung zeigt.

Sachs hat angenommen, es fände während der Assimilation zugleich fortwährend ein Auswandern der Stärke aus den assimilierenden Blättern statt; er hat aber in den Versuchen, auf welche er sich stützt, nur gezeigt, dass das Licht die Lösung der Stärke nicht hindert, wenn man die an der Pflanze befindlichen Blätter in eine kohlensäurefreie Atmosphäre bringt. Aber selbst wenn

Digitized by Google

die assimilierenden Blätter in manchen Fällen etwas Stärke auswandern liessen, so würde dieses wahrscheinlich immer nur aus den nicht assimilierenden Zellen stattfinden, oder aus Zellen, deren einzelne Chromatophoren so verdunkelt oder schlecht mit Kohlensäure versorgt wären, dass sie nicht assimilierten und kondensierten und so zur Lösung der Stärkekörner schreiten konnten.

Die Kenntnis der besprochenen Thatsache und der Hypothesen ist, wie wir sehen werden, von Vorteil für das Verständnis der Beziehung zwischen der Gestalt der Chloroplasten und der Gestalt der in den Chloroplasten wachsenden Stärkekörner. Da wir die in den Chloroplasten wachsenden Stärkekörner besonders häufig als Untersuchungsobjekte für prinzipielle Fragen benutzen werden, habe ich diese Erörterung vor die Darstellung der Beziehungen zwischen Chromatophorengestalt und -struktur und Stärkekornstruktur und -gestalt gesetzt.

M. Konsistenz und Gestalt der Chromatophoren und deren Wechsel, soweit diese für die Ausformung der Stärkekörner in Betracht kommen.

Ueber die Gestalt der Chromatophoren, welche, wie ich schon kurz erwähnte, und wie wir später genau sehen werden, auf die Form der in ihnen entstehenden Stärkekörner von grossem Einflusse ist, habe ich mich schon früher (VII, S. 52) ausgesprochen. Im allgemeinen kann man sagen, dass die Chromatophoren der Angiospermen die einfachsten Gestalten zeigen, welche mehr oder weniger zähflüssige Tropfen, die in einer zähflüssigen, relativ feinkörnigen Emulsion (dem Cytoplasma) eingebettet sind, unter Verhältnissen annehmen können wie sie in der Zelle augenscheinlich vorliegen (siehe hierzu auch Berthold I, S. 156). Ihre Form wechselt einmal je nach ihrer Lage in grösseren Cytoplasmamassen, im Wandbelege, in Cytoplasmalamellen, in Cytoplasmabändern u. s. w. und wird ferner durch Einschlüsse, welche in ihrem Innern auftreten, verändert. Für die Schnelligkeit, mit welcher eventuell Veränderungen der Form der Chromatophoren verlaufen, ist augenscheinlich der Grad der Zähflüssigkeit des Chromatophors von grosser Bedeutung, welche unter Umständen ähnlich wechselt wie die Zähflüssigkeit des Cytoplasmas.

Sind die Chromatophoren einschlussfrei, so nehmen sie, sobald sie in reichlichen Cytoplasmamassen, also von den Oberflächenschichten des Cytoplasmas relativ weit entfernt, liegen, langsam oder schneller Kugelform an, so z. B. in den Ansammlungen des Cytoplasmas, welche sich um Zellkerne bilden, die an Fäden aufgehängt sind (Schimper I, Taf. XIII, Fig. 30 und 16; Meyer VII, Fig. 83), oder in relativ dicken Cytoplasmabelegen der Zellwand (Oxalis Ortgiesi, in den kleinen Krystallzellen der Achse). In dünnen cytoplasmatischen Wandbelegen flachen sich die Chromatophoren allermeist parallel zur Wand ab und können dabei auf cylindermantelförmigen Zellwänden auch flachgedrückt-ellipsoidische Gestalt annehmen; jedoch kommt es auch ziemlich häufig vor, dass die Chromatophoren mehr oder weniger kugelförmig bleiben und den Cytoplasmabeleg kugelschalenförmig auswölben. Liegen die Chromatophoren in Cytoplasmafäden, so nehmen die einschlussfreien Chromatophoren häufig Spindelform an, die lang-

Digitized by Google

sam wieder in die Kugelform übergeht, wenn die Chromatophoren in reichlichere Cytoplasmamassen gelangen. Ist ein Chromatophor durch mehrere Cytoplasmafäden in den Wandbeleg zurückgeführt worden, so kann es durch den Einfluss der Cytoplasmastränge auch unregelmässige Gestalt erhalten (Fig. b γ, Taf. 2).

Alle diese Gestalten der Chromatophoren können nur dann für die Form der in ihnen wachsenden Stärkekörner von grösserer Bedeutung werden, wenn dieselben einige Zeit erhalten bleiben; die mit der Teilung der Chromatophoren verbundenen Gestaltsveränderungen kommen deshalb wohl bei der Ausformung der Stärkekörner nicht in Betracht.

Mit einigen Worten müssen wir noch der äusseren Einflüsse gedenken, von denen wir wissen, dass sie auf die Form der Chromatophoren einwirken können. Die dahin gehenden Kenntnisse beziehen sich allein auf die Chloroplasten. STAHL (I, S. 361) hat nachgewiesen, dass sich die vorher schwach beleuchteten Chloroplasten von Riccia, Funaria hygrometrica, Vaucheria, Mesocarpus, Micrasterias, sowie die Chloroplasten des Palissadenparenchyms vieler Angiospermen bei starker Beleuchtung kontrahieren, ihre Oberfläche verkleinernd. SCHIMPER (III, S. 241) giebt an, „dass in Farnprothallien zweitägige Verdunkelung oft eine ganz ähnliche Abrundung der Chlorophyllkörner wie intensives Licht bewirkt." KLEBS (I, S. 268) sah unter der Einwirkung verschiedener äusserer Einflüsse (Hitze, Alkaloide, Druck, Kochsalzlösung) die gestreckten Chloroplasten der Euglenen ihre Form ändern.

Ich habe schon früher (VII, S. 27) darauf hingewiesen, dass die Chloroplasten lebender Zellen intakter Schnitte von Land- und Wasserpflanzen sich bei längerem Liegen in Wasser zu scheinbar homogenen, hellgrünen Scheiben ausdehnen. Im Gegensatz hierzu wirken wasserentziehende Lösungen häufig kontrahierend auf die Chloroplastensubstanz. Als ich Schnitte von Pellionia in 10-proz. Kaliumnitratlösung einlegte, wurden die an den Stärkekörnern sitzenden Chloroplasten intakter Zellen sofort dunkler und dichter, indem sich ihre Substanz kontrahierte, ehe noch Plasmolyse eintrat.

Für das Stärkekornwachstum sehr wesentliche und oft lange Zeit konstant bleibende Formänderungen der Chromatophoren bewirken in den Chromatophoren wachsende Proteïnstoffkrystalloide, wie ich (VII und VIII) und SCHIMPER (vorzüglich III) gezeigt haben. Proteïnstoffkrystalloide kommen sehr häufig als Einschlüsse der Leukoplasten, Chloroplasten und Chromoplasten vor (SCHIMPER III, S. 266, ZIMMERMANN I). Die Chromatophorensubstanz benetzt die Krystalloide, und das Chromatophor umschliesst das Krystalloid, wenn es klein ist, entweder so, dass die äussere Form des Chromatophors nicht wesentlich verändert wird, oder es findet auch Aenderung der äusseren Form des Chromatophors durch seinen Einschluss statt. So kann das Chromatophor ungefähr die Gestalt des Krystalloides annehmen, indem es das Krystalloid in dünner, gleichmässig dicker Schicht umgiebt (siehe Fig. 11, Taf. III von SCHIMPER III, für Cerinthe), oder es kann, der Hauptmasse nach, in Form einer ellipsoidischen oder spindelförmigen Masse einem stabförmigen Krystalloid ansitzen (SCHIMPER III, Taf. III, Fig. 15, 18, 19, 23), ja es kann mehrere Anhäufungen seiner Substanz an dem Proteïnstoffkrystalloide bilden (SCHIMPER III, S. 70).

In ähnlicher Weise wie die Proteïnstoffkrystalloide wirken Farbstoffkrystalle, welche in den Chromoplasten sich ausbilden, auf die Form dieser Chromato-

Digitized by Google

phoren und können so hier und da auch für die Form der in den Chromoplasten wachsenden Stärkekörner von Bedeutung werden. Wegen der Seltenheit dieses Vorkommnisses will ich darauf nicht weiter eingehen und nur auf einen bekannten Fall der Art aufmerksam machen.

Der Farbstoff der Chromatophoren der gelben Wurzeln von Daucus Carota krystallisiert in dünnen Plättchen, die sich nicht selten zu gleichsam einseitig aufgeschlitzten Röhren zusammenbiegen. Die Substanz des Chomtarophors adhäriert diesen Röhren und erzeugt Stärkekörnchen, welche, in den Röhren wachsend, die Form von kurzen Cylindern annehmen. Ich habe diese Stärkekörner früher (VII, Taf. II, *h*) abgebildet; auch SCHIMPER (III, S. 126) hat sie untersucht.

Die weitgehendsten Formveränderungen erleiden die Chromatophoren durch die in ihnen wachsenden Stärkekörner selbst, und da diese für uns von grösstem Interesse sind, wollen wir näher auf dieselben eingehen.

In Einzelfällen ist die Mechanik und der Verlauf dieser Formänderungen sehr verschiedenartig und sehr schwierig zu erforschen und zu beschreiben. Einmal erschwert die gleichzeitige Beeinflussung der Chromatophorengestalt durch das wachsende Stärkekorn und die früher genannten Faktoren den Einblick in die Mechanik sehr, und dann die Thatsache, dass nicht nur das wachsende Stärkekorn auf die Gestalt des Chromatophors einwirkt, sondern die wechselnde Gestalt des Chromatophors auch stets wieder auf die Gestalt des wachsenden Stärkekornes zurückwirkt.

Ich kann deshalb nur ganz im allgemeinen einzelne Punkte hervorheben, die mir für das Verständnis der Beeinflussung der Gestalt des Chromatophors durch das in ihm wachsende Stärkekorn besonders in Betracht zu kommen scheinen. Fassen wir dabei zuerst den Fall in das Auge, dass nur ein Stärkekorn im Chromatophor heranwächst und die Formänderung des letzteren bewirkt.

Gleich von vornherein ist hervorzuheben, dass es Fälle giebt, in denen ein Stärkekorn in einem Chromatophor heranwächst, ohne dass sich die Form des Chromatophors wesentlich ändert. Ich sehe dabei ab von den kugelförmigen etc. Stärkekörnern, welche beim Heranwachsen nur die relative Dicke des kugelschalenförmigen Chromatophors ändern, die Form nicht weiter umgestalten, ich möchte vielmehr auf die Fälle hinweisen, bei denen ein gleichzeitiges Heranwachsen von exzentrischem Stärkekorn und Chromatophor in der Weise stattfindet, dass von einem gewissen Zeitpunkte des Stärkekornwachstums an, Chromatophor und Stärkekorn zwar grösser werden, aber stets die gleiche Gestalt beibehalten. So wachsen z. B. die Leukoplasten von Iris germanica, wie ich früher (V, S. 858) beschrieben habe, ungefähr ein halbes Jahr lang miteinander heran, und dabei behalten die Leukoplastenblasen und die Stärkekörner immer annähernd gleiche Gestalt. Auch Dieffenbachia will ich anführen, bei welcher die Chloroplasten und Stärkekörner ungefähr bis zum 14. Internodium im Wachstum gleichen Schritt halten.

Von grosser Bedeutung für die Formänderung des Chromatophors durch das darin wachsende Stärkekorn ist das verschieden grosse Bestreben der Chromatophorensubstanz, sich auf dem Stärkekorn zur gleichmässig dicken Schicht auszubreiten. Es scheint dieses Bestreben in

Digitized by Google

Zusammenhang zu stehen mit der grösseren oder geringeren Zähflüssigkeit und der dunklen Färbung der Grana, so dass relativ leichtflüssige Chromatophoren relativ hellgrün zu sein und das grösste Ausbreitungsbestreben zu besitzen scheinen. Grosses Ausbreitungsbestreben führt z. B. dazu, dass ein wachsendes kugelförmiges Stärkekorn seine Form beim Wachstum kaum ändert und dass die Chloroplastensubstanz stets als an allen Stellen gleichmässig dicke Kugelschale das Stärkekorn umschliesst. Wir finden ein derartiges Verhalten z. B. bei Cyrtodeira argyrites, deren Chloroplasten während des ganzen Lebens in der That ein relativ grosses Ausbreitungsbestreben zu besitzen scheinen. Wenn bei dieser Pflanze ein Stärkekorn auch anfangs exzentrisch im Chloroplasten entsteht, wie es häufig vorkommt, so gleicht sich die Dicke der Chloroplastenschicht nach einiger Zeit doch wieder rings um das Stärkekorn aus, so dass letzteres bald wieder die Mitte des Chloroplasten einnimmt.

Ein gleich starkes Ausbreitungsbestreben scheinen die Leukoplasten der Gramineen-Endosperme zu besitzen, ein schwächeres die von Hyacinthus, ebenso die Chloroplasten von Oxalis Ortgiesi.

Demgegenüber scheinen die mit dunkelgrünen Grana versehenen, zähflüssigen Chloroplasten von Dieffenbachia nur ein geringes Ausbreitungsbestreben zu besitzen. Die jungen Chloroplasten dieser Pflanze sind allermeist kugelförmig und führen teils, soweit überhaupt möglich, zentrisch, teils exzentrisch gelegene Stärkekörnchen. Alle diese Stärkekörnchen werden bei weiterem Wachstum exzentrisch geschichtet und längsgestreckt, so dass sie die Chloroplasten einseitig zur dünnen Haut auftreiben. Ebenso verhält es sich bei Pellionia. Ein ungefähr zentrisch liegendes Korn ist in E β, Taf. 4, dargestellt; die Gestalt, welche der Chloroplast durch das in ihm wachsende Stärkekorn schliesslich annimmt, ist aus Fig. A *b* und N, Taf. 4, ersichtbar. Es beruht diese Erscheinung also darauf, dass die niemals absolut zentrisch liegenden Stärkekörnchen beim Wachstum an der dickeren Partie des Chloroplasten einen relativ starken Widerstand finden und die dünnen deshalb stärker dehnen als die dicken; so entsteht eine mehr und mehr wachsende Differenz in der Dicke der Chromatophorenschicht, welche dem Stärkekorn aufliegt, die sich hier nicht ausgleicht wie bei Cyrtodeira.

Ich kann also der primären Lage des jungen Stärkekornes im Chromatophor nicht mehr die grosse Wichtigkeit für die Ausgestaltung des Chromatophors und des Stärkekorns beilegen, welche wir seit SCHIMPER (I, S. 882) für sie in Anspruch nahmen. Ein exzentrisch im Chromatophor angelegtes Stärkekorn kann zu einem zentrischen oder zu einem exzentrischen Stärkekorn werden, je nach der Beschaffenheit des Chromatophors, welche selbstverständlich nur von dem umgebenden Cytoplasma abhängig ist.

Ein wichtiges Moment, welches auf die Gestalt der Chromatophoren, in denen Stärkekörner langsam und gleichmässig heranwachsen, von Einfluss werden kann, ist der Druck, welchen ein relativ dünner, aber zähflüssiger Wandbeleg auf sie ausübt.

Bei Oxalis Ortgiesi z. B. findet man einen dünnen, stark lichtbrechenden Cytoplasmabeleg auf der Zellwand (Fig. J, Taf. 9) und in diesem die Chloroplasten mit den Stärkekörnern. Letztere sind anfangs Rotationskörper, flachen

Digitized by Google

sich aber nach und nach dadurch ab, dass die Partie der Chloroplastensubstanz, welche zwischen Zellwand und Stärkekorn liegt, sowie die, welche der Zellwand parallel liegt, durch den Druck des zähen Cytoplasmas dünner wird, die dünnere Chloroplastenschicht aber weniger Stärkesubstanz bildet als die dicke. Aehnliche Verhältnisse scheinen auch die Abflachung der grössten Stärkekörner von Cyrtodeira und der Stärkekörner von Adoxa, welche in den Leukoplasten des Rhizomes wachsen, zu bewirken.

Bei Dieffenbachia, wo sich in den Zellen ein relativ dicker, schwach lichtbrechender Cytoplasma-Wandbeleg findet (Fig. T, Taf. 2), sieht man niemals eine Abflachung der Stärkekörner eintreten.

Der Cytoplasmadruck, in Verbindung mit der Zähflüssigkeit der Chloroplastensubstanz und dem Drucke des wachsenden Stärkekornes, bewirkt auch bei bestimmter anfänglicher Gestaltung des Stärkekornes leicht eine besonders starke Anhäufung der Chloroplastensubstanz an zwei gegenüberliegenden Stellen des Stärkekornes, so dass der Chloroplast die Form eines im allgemeinen sehr dünnen, nur an zwei gegenüberliegenden Stellen sehr dickwandigen Sackes erhält.

Auch diese Umformung des Chloroplasten findet, im Gegensatz zu der weiter unten zu besprechenden statt, wenn die Stärkekörner langsam und gleichmässig, ohne eingeschaltete stärkere Lösungsperiode, heranwachsen. Schon Schimper hat Stärkekörner mit in dieser Art verteilter Substanz des Chromatophors beobachtet. Er bildet für Peperomia stenocarpa (I, Fig. 86) ein derartiges Korn ab und beobachtet auch bei Oxalis Ortgiesi (I, S. 883) gleiche Fälle.

Er ist jedoch der Meinung, dass derartigen Stärkekörnern zwei Chloroplasten ansässen. Durch Vergleichung verschieden alter Körner von Oxalis Ortgiesi lässt sich aber leicht nachweisen, wie ich in dem Kapitel dieser Arbeit über Oxalis Ortgiesi mitteile, dass meine zuerst erwähnte Auffassung der Thatsache die richtige ist, und dass nicht, wie Schimper meint, ein an einem Chloroplast heranwachsendes Stärkekorn nachträglich mit einem zweiten Chloroplasten in zufällige Berührung gekommen ist.

Auch bei Pellionia finden sich in seltenen Fällen in relativ jungen Internodien neben normalen Stärkekörnern mit einseitig angehäuften Chloroplasten solche mit zwei Anhäufungen von Chloroplastenmasse. Ich habe in Fig. O, Taf. 4, ein solches Stärkekorn dargestellt; Binz giebt in Taf. V, Fig. 15 eine Abbildung, während auf Dodels Tafeln keine Darstellung eines derartigen Falles aufzufinden ist. Die Seltenheit derartiger Anomalien bei Pellionia machte es mir unmöglich, aus der Zusammenstellung ähnlicher Stärkekörner jüngerer und älterer Internodien eine irgendwie wahrscheinliche Entwickelungsgeschichte derselben abzuleiten. Was Binz, der nicht weiter auf diese Stärkekörner eingeht und sich nur auf Dodel bezieht, als Jugendzustand dieser Körner (Fig. 14) deutet, ist sicher falsch gezeichnet, entspricht aber doch vielleicht dem in Fig. P *b*, Taf. 9 für Oxalis Ortgiesi gegebenen Schema.

Durch andere Ursachen scheint eine sich häufiger findende unregelmässige Verteilung der Chloroplastenmasse an Stärkekörnern veranlasst zu werden, welche kräftige Lösungsperioden durchmachen müssen. Eine solche Verteilung der Chromato-

Digitized by Google

phorensubstanz, wie ich sie z. B. für Dieffenbachia in den Figuren J α, K β, L α, M, Taf. 2, dargestellt habe, kommt anscheinend dadurch häufig zustande, dass bei der eintretenden Lösungsarbeit das Stroma des Chromatophors relativ leichtflüssig, zur Verteilung seiner Substanz also mehr geeignet wird, und dass ferner durch die unregelmässige Gestalt, welche die in Lösung befindlichen Stärkekörner annehmen, eine Verschiebung und unregelmässige Anhäufung der Masse eines Chromatophors eingeleitet und bei fortgesetztem Wachstume des Stärkekornes verstärkt werden kann. Wie aus den eben angeführten Figuren hervorgeht, sind derartig geformte Chloroplasten gerade bei Dieffenbachia sehr schön und, wie ich hinzufügen will, in alten Internodien auch sehr häufig zu finden. Dass es sich hier um eine unregelmässige Verteilung der im normalen Falle nur einseitig (Fig. H) angehäuften Masse des Chloroplasten handelt, geht schon daraus hervor, dass die Summe der verteilten Massen niemals grösser ist als die einfache Anhäufung eines in derselben Zelle liegenden Chloroplasten. Eine Vergleichung der in Fig. J, K, L α und β, Taf. 2, gegebenen Abbildungen wird diesen Satz illustrieren. Dasselbe lehrt das Bild, welches man nach Härtung und Färbung des Chloroplasten erhält. In Fig. J, Taf. 3, habe ich einen gefärbten Chloroplasten mit drei Anhäufungen seiner Substanz gezeichnet, der also hier einen Sack mit drei dicken Stellen vorstellt, welche über den Stellen stärksten Wachstums des Stärkekornes liegen.

Schimper rechnet die eben beschriebenen Fälle der Verteilung der Chloroplastensubstanz von Dieffenbachia auch zu denen, „wo die Stärkekörner mit anderen Chlorophyllkörnern in Berührung kommen“ (I, S. 883). Dodel hat wohl ähnliche Fälle bei Pellionia beobachtet. Aus den Abbildungen, welche Dodel giebt, lässt sich freilich nicht mit Sicherheit erkennen, was ihm vorgelegen hat, da in den Präparaten, welche er zeichnete, sicher kein Chloroplast mehr intakt war; doch geht aus dem Texte seiner Abhandlung hervor, dass er Analoges bei Pellionia sah. Er sagt (I, S. 273): „Häufig beobachtet man halberwachsene und bis zur Maximalgrösse herangebildete Stärkekörner verschiedener Gestalt, welche zwei oder mehr lebendige Chloroplasten führen. Für diese Erscheinung sind von vornherein zwei Erklärungen möglich. Er wäre denkbar, dass zwei oder mehrere ursprünglich getrennte, selbständige Chloroplasten im Verlaufe der Entwickelung eines Stärkekornes zu gemeinsamer Arbeit zusammentreten, wie für ähnliche Fälle Schimper die Annahme ausgesprochen hat. Wenn wir jedoch die Art und Weise des Aufplatzens der ursprünglich kugeligen oder ovoiden jungen Chloroplasten beim Weiterwachsen ganz junger Stärkekörner, wenn wir die verschiedenartigen, dabei zu Tage tretenden Formen der Chloroplastenkappen, der grünen schildförmigen oder gürtelförmigen Plasmaplatten mit in Betracht ziehen und deren vielgestaltige Zwischenformen wohl betrachten, so kommen wir zur zweiten Annahme, dass die Mehrheit der einem Stärkekorne anhaftenden Chloroplasten auf die Zweiteilung eines ursprünglich einzigen grünen Stärkebildners zurückzuführen ist. Es kommt nämlich vor, dass ein im Centrum eines kugeligen Chloroplasten entstehendes Stärkekorn bei allseitig gleichartigem Wachstum schliesslich die ganze Masse des kugeligen Stärkebildners durch einen ringförmigen Riss in zwei fast gleich grosse oder ganz gleich grosse Kappen zersprengt, welch letztere dann erst nur noch an

Digitized by Google

einer kleinen Stelle im Zusammenhange bleiben, wobei aber beide Kappen mit ihren konkaven Innenflächen der gewölbten Oberfläche des wachsenden Stärkekornes aufliegen bleiben und nach und nach beim Weiterwachsen des Stärkekornes auseinandergedrängt werden."

DODEL hat also, wie aus der etwas unklaren und nichts beweisenden Auseinandersetzung doch hervorgeht, eine richtigere Vorstellung vom Sachverhalte gewonnen als seine Vorgänger. Ob DODEL meint, es fände eine normale Teilung des Chloroplasten am Stärkekorn statt, lässt sich aus seinen Worten nicht ersehen; würden seine Worte so aufzufassen sein, so würde er sich der SCHIMPER'schen Vorstellung sehr nähern; denn es arbeiteten dann ja schliesslich ebenfalls zwei oder mehrere Chloroplasten an einem Stärkekorne.

Schon bei der zuletzt besprochenen Formveränderung des Chromatophors wirkt wohl hier und da eine geringe Drehung des Stärkekornes innerhalb des Chromatophors mit; letztere ausschliesslich bewirkt eine weiter hervorzuhebende, auffallende Umformung der normalen Gestalt des Chloroplasten an exzentrisch geschichteten Stärkekörnern. Durch diese Drehung wandert die an der Basis des gestreckten Kornes sitzende Hauptmasse des Chromatophors schliesslich an die Mitte der breiten Seite des Stärkekornes. Ich habe auf diese Verschiebung zuerst 1881, bei Gelegenheit der Besprechung des Wachstums der Stärkekörner von Iris germanica (V, S. 861) aufmerksam gemacht. Ich sagte dort: „Geht man von einem stärkefreien Rhizomstücke aus in der Reihe der Rhizomglieder aufwärts, nach der Spitze zu, so findet man dann Partien, in welchen die Stärkebildner wieder Stärkekörner tragen. Die Stärkekörner sitzen aber hier den Stärkebildnern (Leukoplasten) meist quer oder unregelmässig schräg an, haben sich also an dem Stärkebildner bewegt, da ihre ursprüngliche Basis den Bildner nicht berührt". Ich habe schon damals sehr darauf geachtet, dass ich nur ganz intakte Zellen in Beobachtung nahm, da ich schon damals sah, dass in geschädigten Zellen eine nachträgliche Verschiebung der Chromatophoren oft sehr leicht eintritt.

DODEL beschreibt (I, S. 275 [1892]) die gleiche Erscheinung bei Pellionia. Er sagt: „Aus der Gestalt der Stärkekörner, aus dem Schichtenverlauf derselben und aus der jeweiligen Lage des oder der anhaftenden Chloroplasten ergiebt sich bei Pellionia weiterhin mit Evidenz, dass die grünen Stärkebildner während des Wachsens der Stärkekörner, an der Oberfläche der letzteren häufig ihren Ort wechseln."

BINZ ist dabei meiner früher (Ia, S. 21) ausgesprochenen Meinung, dass das Stärkekorn das sich Bewegende ist, nicht der Chloroplast; denn, sagt er, „die Chloroplasten stehen mit dem Cytoplasma in fester Verbindung und werden deshalb ihre Lage weniger leicht ändern als die Stärkekörner". Die Ursache der Verschiebung suchen DODEL (S. 275) und BINZ (S. 21) allein in der Reibung der Stärkekörner aneinander, welche eintritt, wenn sich die Zelle sehr stark mit Stärke anfüllt. Die „grüne Plasmakappe" verschiebt sich, wenn die „wachsenden Stärkekörner sich gegenseitig stossen und drängen". Ich glaube nicht, dass die Vermutung von DODEL richtig ist; denn es kommen solche Verschiebungen gar nicht selten in Zellen vor, welche nur sehr kleine Stärkekörner in einer relativ grossen Zelle führen (vergl. Fig. D γ und δ, Taf. 2), und es finden sich die Ver-

Digitized by Google

schiebungen niemals bei Stärkekörnern, welche noch keine energische Lösungsperiode durchgemacht haben, auch dann nicht, wenn die ununterbrochen heranwachsenden langen, exzentrisch geschichteten Stärkekörner ganz gedrängt in den Zellen liegen.

Nach meinen Erfahrungen, zu denen ich den Grund schon bei der Untersuchung von Iris, im Jahre 1881, legte, scheint eine solche Verschiebung des Stärkekornes in der zähflüssigen Chloroplastenhülle nur dann möglich zu sein, wenn eine plötzliche und energische Lösung des Stärkekornes im Chromatophor eintritt. Vielleicht ist in diesem Falle momentan die Chromatophorenhülle dem Stärkekorne nur locker aufgelagert, weil sie nicht so schnell durch Kontraktion sich verkleinert, wie das Stärkekorn an Umfang abnimmt, wenn sie auch während der Lösung der Stärke relativ leichtflüssig ist. Als ein Moment, welches die Verschiebung des Chromatophors zu fördern vermag, ist dann noch die rechtzeitige Umdrehung der Zellen zu bezeichnen, eine schnelle Veränderung der Schwerpunktlage des Stärkekornes.

Ich habe bei meinen Versuchen mit Adoxa, welche ich im Jahre 1890 in Münster anstellte, auf diese Erfahrungen gefusst. Ich veranlasste die Pflanze, wie in der Monographie von Adoxa genauer beschrieben ist, zuerst zur energischen Lösung der Stärkekörner, drehte dann die Rhizomstücke um und liess sie wieder neue Schichten von Stärke an die eine kurze Zeit der Lösung ausgesetzten Stärkekörner anlagern; die Verschiebung der Schichten (Fig. 98 *g'*) zeigte dann, dass eine Verschiebung der Leukoplasten an zahlreichen Stärkekörnern eingetreten sein musste. Später machte ich Versuche mit Dieffenbachia. Die Chloroplasten derjenigen Rhizomstücke, deren Stärkekörner in Lösung begriffen waren, besassen gegenüber den kräftig stärkespeichernden eine sehr grosse Empfindlichkeit gegen äussere Einflüsse, so dass sich in den Schnitten die Chloroplasten sehr leicht so verschoben, dass ihre Hauptmasse an die Längsseite des Stärkekornes rutschte, sassen aber alle in den intakten Zellen an der Basis der Stärkekörner, also ganz normal. Drehte ich solche in Töpfen angewurzelte Rhizomstücke mehrmals um, so fand ich auch hier vereinzelt Verschiebung in der Mehrzahl der Fälle.

Am reichlichsten tritt Verschiebung ein, wenn man die Chromatophoren zum Lösen der Stärkekörner veranlasst, dann die stärkehaltigen Organe wieder zur Stärkebildung, also zur Auflagerung neuer Schichten auf die Stärkekörner zwingt und zugleich die Organe von Zeit zu Zeit umdreht.

Gehen wir nun zu den Fällen über, in welchen mehrere Stärkekörner in einem Chromatophor wachsen.

Selbstverständlich ist die Formänderung, welche ein Chromatophor durch die in ihm wachsenden Stärkekörner erleidet, in erster Linie von der Zahl der Stärkekörner abhängig; dann sind aber die schon besprochenen Eigenschaften der Chromatophorensubstanz von grosser Bedeutung, und kommt auch die anfängliche Lage der Stärkekörner, vorzüglich bei zähflüssigen Chromatophoren, in Betracht. Es wird genügen, wenn wir bezüglich der Zahl der Stärkekörner die extremen Fälle, also einmal Chloroplasten mit 2 Stärkekörnern, dann solche mit vielen Stärkekörnern, betrachten.

Als Beispiel des Vorganges der Formveränderung, welcher beim Heranwachsen von zwei Stärkekörnern in einem Chloro-

Digitized by Google

plasten stattfindet, mag Pellionia dienen, da die Chloroplasten dieser Pflanze in ihren Eigenschaften zwischen denen von Dieffenbachia und Oxalis Ortgiesi stehen und sehr geeignet sind, die bei dieser Formänderung in Betracht kommenden Thatsachen zu illustrieren.

Das Cytoplasma von Pellionia übt, wie wir sehen, anscheinend einen mittleren Druck auf Chloroplast und Stärkekorn aus. Die Chloroplastensubstanz (hauptsächlich wohl die Granasubstanz) ist während der Stärkebildung ebenfalls von mittelgrosser Zähflüssigkeit. Die Chloroplasten wachsen in gut ernährten Pflanzen lange Zeit zugleich mit den Stärkekörnern heran, doch eilen die Stärkekörner normalerweise dem Wachstum der Chloroplasten etwas voraus, so dass die Deformation der Chloroplasten verlangsamt, aber nicht aufgehoben wird. Die Stärkekornanlagen, welche in gut ernährten Achsen schon in sehr kleinen, jungen Chloroplasten entstehen, liegen wohl niemals absolut genau in einem Durchmesser des Chloroplasten und schieben sich deshalb und entsprechend der Beschaffenheit von Chloroplasten und Cytoplasma schon sehr bald scheinbar schräg aus dem Chloroplasten hinaus, dehnen in der That aber nur die farblose Masse des Chloroplasten einseitig besonders stark, wie es die Fig. v, w, x, y, Taf. 4, darstellen. Der Chloroplast hat dann im allgemeinen die Gestalt der Fig. g und g', Taf. 4. Je mehr das Wachstum des Chloroplasten nachlässt und je öfter etwas kräftigere Lösungsperioden den Chloroplasten etwas leichtflüssiger machen, je schneller wird die zwischen den Stärkekörnern eingeklemmte Schicht des Chloroplasten zusammengepresst und sammelt sich mehr und mehr, eine ringförmige Verdickung bildend, über der Peripherie der Berührungsflächen der beiden Körner, wie es die Fig. a und h, Taf. 4, zeigen.

Beginnt die Umhüllung der beiden Stärkekörner durch gemeinsame Schichten, so scheint in manchen Fällen infolge der festeren Verbindung der Stärkekörner an einzelnen Stellen ein Widerstand geschaffen zu werden, durch welchen die wachsenden Trichite imstande sind, die Chloroplastenmasse vor sich her zu schieben und an irgend einer offenen Stelle aus dem Spalte hinauszudrücken, ehe sich derselbe völlig schliesst; wenigstens ist in vielen Fällen nach erfolgter Umhüllung kein Einschluss vom Cytoplasma in dem sich später oft anscheinend wieder erweiternden Spalte zwischen den beiden Stärkekörnern aufzufinden. In anderen Fällen findet man jedoch einen Einschluss von Stroma in dem sich erst successive durch Verwachsen der Trichite schliessenden Spalte zwischen den beiden umhüllten Stärkekörnern, wie es die Fig. h' und i, Taf. 4, demonstrieren. Die Untersuchung der Einschlussfrage ist sehr schwierig, einmal deshalb, weil dünne Schichten des Stromas in den Spalten sehr schwer sichtbar zu machen sind, und weil man sich leicht durch in der Spalte ausgeschiedenen Farbstoff täuschen lassen kann. Ich betrachte deshalb diese Frage noch nicht als völlig abgeschlossen. Die Grana bilden anfangs, wahrscheinlich solange noch kein völliger Schluss des Spaltes erreicht ist, noch eine Ringzone, wie es bei Fig. b, Taf. 4, dargestellt ist, dann ziehen sie sich mit der Stromamasse von der Fugenstelle nach der Basis des Kornes (Fig. e, Taf. 4), oder es bleibt auch eine kleine Grana führende Verdickung des Chloroplasten an der Spitze (Fig. c, Taf. 4) erhalten.

Bei Dieffenbachia, wo das Cytoplasma sehr leichtflüssig und reichlich vorhanden ist, die Chloroplasten relativ zähflüssig zu sein scheinen, erfolgt das

Digitized by Google

Herauspressen der zwischen zwei Stärkekörnern liegenden Chloroplastenlamelle viel langsamer, und die Stärkekörner verschieben sich gegeneinander oft in sehr unregelmässiger Weise. Ich mache auf Fig. S, Taf. 2, aufmerksam und bemerke, dass ich niemals Umschliessung derartiger Stärkekörner durch gemeinsame Schichten beobachten konnte.

Diejenigen Fälle der Formveränderung der Chromatophoren, welche durch zahlreiche in den Chromatophoren wachsende Stärkekörnchen hervorgerufen werden, lassen sich zuerst in 2 Kategorien scheiden: 1) in solche, bei denen die zahlreichen Stärkekörnchen frei bleiben, und 2) in solche, bei denen später eine Umschliessung aller Körnchen durch gemeinsame Schichten stattfindet, wodurch also die anfangs vielhöhlige Chloroplastenmasse schliesslich in eine einfache Hohlkugel übergehen würde, nachdem die zwischen den zahlreichen Stärkekörnchen liegenden Stromalamellen vollkommen oder unvollkommen herausgepresst worden wären. Zu 1 gehören z. B. die Chloroplasten von Vanilla planifolia, welche schon SCHIMPER (I, S. 883) untersucht hat, zu 2 sind z. B. die in Fig. 60 abgebildeten, Stärke einschliessenden Leukoplasten von Adoxa zu rechnen.

Die Chloroplasten der verschiedenen Pflanzen, welche zahlreiche Stärkekörnchen in sich erzeugen. lassen dann ferner noch bezüglich der Anordnung der Grana und Stärkekörnchen im Stroma häufig einen Unterschied erkennen. Allermeist findet eine gleichmässige Anordnung von Grana und Stärkekörnchen im Chloroplasten statt, wie bei Vanilla. Bei Haemaria discolor LDL. fand ich jedoch, wie ich schon früher (III, S. 342) beschrieben und in Fig. E und F, Taf. 5, abgebildet habe, die Grana nicht gleichmässig zwischen den Stärkekörnchen verteilt, sondern in besonderen Partien des Stroma angehäuft.

Weitgehende und für die schliessliche Ausformung der Stärkekörner höchst bedeutungsvolle Formänderungen erleidet das Chromatophor unter Umständen bei energisch eintretender Lösung der Stärkekörner.

Auch wenn man von den vorher besprochenen Verschiebungen absieht, wenn die Hauptmasse des Chromatophors ihre anfängliche Lage relativ wenig verändert, veranlassten doch schon bei monozentrischen, exzentrisch geschichteten Stärkekörnern die ungleiche Lösung der dichteren und lockeren Schichten und andere Momente eine weitgehende Aenderung der Gestalt des das Stärkekorn umhüllenden Chromatophors.

Untersucht man z. B. die Chloroplasten, welche die normalen Stärkekörner von Dieffenbachia umhüllen, in den verschiedenen Lösungsstadien der Stärkekörner, wie sie in Fig. C, D, F, G, H, Taf. 3, dargestellt sind, im lebenden und im gehärteten und gefärbten Zustande, so erkennt man, dass sich einmal die Hauptmasse des Chromatophors mehr abrundet (Fig. F, Taf. 3), und dass ferner die dünne Schicht des Chloroplasten, welche den grössten Teil des Kornes überzieht, allen entstehenden Querfurchen des Stärkekornes sich angeschmiegt. Zeitweise findet man die dünnere Stromaschicht bei den in Lösung begriffenen Stärkekörnern entschieden dicker als an den in energischem Wachstum begriffenen Stärkekörnern, und hier und da erkennt man deutlich eine besondere Verdickung der Schicht in den Furchen, wie sie eintreten muss, wenn die zähe

Digitized by Google

Stromaschicht dort etwas zusammenfliesst (Fig. a, Taf. 3). Die dickeren Stellen der Stromaschicht scheinen sich aber bald auszugleichen, indem die zähen Massen mehr und mehr an der Basis des Kornes wieder zusammenfliessen.

Besonders schön habe ich die Verdickung der Stromaschicht an der Spitze der Körner zeitweise bei Pellionia beobachtet; dort tritt sie oft stark hervor, wenn die Stärkekörner schnell zur Spindelform gelöst werden.

Hervorheben will ich noch, dass die Deformation der Chromatophoren bei Lösung kugelförmiger, monozentrischer Körner selbstverständlich eine sehr geringe ist, während sie am ausgiebigsten bei polyzentrischen oder oft kräftigen Lösungsperioden ausgesetzten Stärkekörnern (z. B. wie bei den in Fig. 8 [2] bei Adoxa abgebildeten) werden muss.

Auch für diese Formveränderungen kommen hier selbstverständlich die physikalischen Eigenschaften der Chromatophorensubstanz und des Cytoplasmas wesentlich in Betracht.

Mit diesen allgemeinen Andeutungen muss ich mich begnügen; sie werden genügen, um darauf aufmerksam zu machen, welch mannigfaltige Ursachen bei der Formbildung und Formveränderung der Chromatophoren mitwirken, und sie werden dazu dienen, die Entstehung der so mannigfaltigen Stärkekornformen verstehen zu helfen, wenn wir sie bei Durchsicht des nächsten Kapitel immer im Auge behalten.

Schliesslich möchte ich noch ein paar Worte zu einer mir sehr unwahrscheinlich vorkommenden, wahrscheinlich auf Täuschung beruhenden Angabe von Eberdt und Binz anführen. Nach dieser (Binz I, S. 58, S. 50) sollen „zusammengesetzte Stärkekörner" dadurch entstehen können, dass mehrere Chromatophoren, in welchen je ein Stärkekorn wächst, zu einer Gruppe zusammentreten. So soll es sich im Marke von Philodendron, Convallaria, Stanhopea verhalten. Ob dabei an ein Verschmelzen verschiedener Chromatophoren gedacht worden ist oder nur an ein zufälliges Zusammenlagern stets durch Cytoplasma getrennt bleibender Organe, ist nicht aus dem Texte ersichtlich. Ich glaube nicht, dass ein nachträgliches Verschmelzen von Chromatophoren stattfindet, doch ist die Sache bei genannten Pflanzen noch näher zu untersuchen.

N. Abhängigkeit der Form und der Schichtung des in einem Chromatophor wachsenden Stärkekornes von der Gestalt des Chromatophors.

Nachdem wir im vorigen Kapitel gezeigt haben, welche Gestalt die Chromatophoren annehmen können und durch welche Faktoren die Gestalt der Chromatophoren beeinflusst wird, wollen wir jetzt auf die Regel eingehen, nach welcher Form und Schichtung des wachsenden Stärkekornes abhängig ist von der Form des Chromatophors.

Ist uns die Entwickelungsgeschichte eines Chromatophors nach Gestalt und Grösse der verschiedenen Stadien bekannt und wissen wir, in welchem Stadium der Gestalt und Grösse jede Schicht des Stärkekornes angelegt wurde, so können wir mit Hilfe der in Rede stehenden Regel direkt die Gestalt eines monotonen

Digitized by Google

Stärkekornes in jeder Periode seines Wachstums ableiten. Treten während der Zeit der Bildung des Stärkekornes stärkere Lösungsperioden auf, wird das Stärkekorn polyton, so müssen wir noch wissen, welche Formveränderung das Stärkekorn in den Perioden der stärksten Lösung erlitten hat.

Die in Rede stehende Regel formuliere ich nach SCHIMPERS und nach meinen Erfahrungen, in Uebereinstimmung mit der Anschauung, dass das Stärkekorn ein Sphärokrystall ist, welcher in einem Tropfen zähflüssiger Mutterlauge wächst, folgendermassen:

Ein in einem Chromatophor im konstanten Wachstum befindliches Stärkekorn erhält an jedem Punkte seiner Oberfläche in der Zeiteinheit einen Zuwachs, dessen Dicke für das gegebene Stärkekorn **ungefähr** proportional ist der Dicke der Chromatophorenschicht, welche jeden Punkt der Kornoberfläche bedeckt.

Wie wir zu dieser Regel gelangten, soll das folgende zeigen.

Der erste, welcher auf Beziehungen zwischen Form der Stärkekörner und deren Lage in und an dem Chromatophor sowie zu der Form des Chromatophors aufmersam machte, war SCHIMPER. Er fand zuerst (III, S. 882), dass Stärkekörner, „die im Innern des Chlorophyllkornes entstehen und von demselben umgeben bleiben, einen zentrischen Bau erhalten", und führt als Beispiel die Stärkekörner von Cereus speciosissimus an. Dann erkannte er, dass Stärkekörner, welche im peripheren Teile des Chlorophyllkorns entstehen, dann die Peripherie des Kornes früh durchbrechen (nach SCHIMPER) und so, seitlich an dem Chlorophyllkorn oder an dem Leukoplasten sitzend, heranwachsen, alle exzentrisch gebaut werden, „und zwar ist die im Wachstum geförderte Seite ohne Ausnahme diejenige, an welcher das Chlorophyllkorn befestigt ist". Als Beispiel werden Dieffenbachia Seguina, Costus Malorsicanus, Oxalis Ortgiesi etc. für die Chloroplasten erwähnt; für die Leukoplasten sind die von SCHIMPER beschriebenen Entwickelungsgeschichten der Stärkekörner von Amomum Cardamomum, Phajus etc. beweisende Beispiele. SCHIMPER wies dann ferner darauf hin, dass da, „wo die Stärkekörner mit anderen Chlorophyllkörnern in Berührung kommen, an den Kontaktstellen buckelartige Erhebungen entstehen". Er erwähnt Oxalis Ortgiesi, Peperomia stenocarpa und Dieffenbachia Seguina als Beispiele und bildet Stärkekörner von Peperomia und Dieffenbachia ab, an denen zwei Chloroplasten sitzen. Für die Entwickelungsgeschichte und Gestalt der Stärkekörner der Knollen von Phajus, deren Chromatophoren durch ein stabförmiges Proteïnkrystalloid in ihrer Form bestimmt werden, zeigte SCHIMPER, dass auch die ungleiche Zunahme des Querdurchmessers eines exzentrisch geschichteten, längsgestreckten Kornes von der Form des dem Stärkekorne ansitzenden Chromatophors abhängig sein könne. In Fig. 4 der SCHIMPER'schen Tafel sieht man scheibenförmige Chloroplasten von Philodendron grandifolium mit jungen Stärkekörnern, welche in der Peripherie des Chromatophors wachsen; es zeigt sich, dass die Stärkekörner gleichsinnig mit der Scheibenform des Chromatophors abgeflacht sind.

Mit der zuletzt erwähnten Thatsache stimmen übrigens auch zwei ältere Angaben von NÄGELI überein, eine über die Stärkekörner von Chara (III, S. 399), die andere über die Stärkekörner von Opuntia coccinellifera; von letzteren sagt er: „Sie sind entweder einfach und dann meist scheibenförmig, entsprechend der

Digitized by Google

Form der Chlorophyllkörner, in denen sie entstanden sind. Oder sie sind zusammengesetzt etc." SCHIMPER zog aus den von ihm gefundenen Thatsachen (III, S. 883) den Schluss, „dass das ungleiche Wachstum auf beiden Seiten des Kerns des Stärkekornes eine Folge der ungleichen Ernährung ist", und legte so den Grund zu der hier vertretenen Anschauung.

Ich selbst habe dann später in meiner Abhandlung über die Struktur der Stärkekörner die Thatsache mitgeteilt, dass auch die Stärkekörner von Iris germanica auf derjenigen Seite, welche von der Hauptmasse des Leukoplasten berührt wird, am stärksten wachsen und dass, wie aus Fig. 6 hervorgeht, die geschlossenen Schichten stets auf der Seite am breitesten sind, welche dem Leukoplasten am nächsten liegen. Auch habe ich in Fig. 8 ein Stärkekorn abgebildet, an welchem „2 Leukoplasten" gesessen hatten, und welches infolge dessen 2 seitliche Auswüchse zeigte.

Ich habe den Erfahrungen, die wir bisher gemacht hatten, vorzüglich infolge der Erkenntnis, dass die Chromatophorensubstanz das Stärkekorn stets völlig umschliesst, jetzt einen veränderten Ausdruck in dem oben mitgeteilten Satze gegeben, nachdem ich sie nochmals einer Prüfung unterworfen hatte.

Diese Prüfung ergab, dass es Fälle giebt, welche auf den ersten Blick dem Satze von der Proportionalität der Dicke der Anlagerung und Chromatophorenschicht-Dicke zu widersprechen scheinen. Untersucht man z. B. einen Pflanzenteil, welcher exzentrisch geschichtete, langgestreckte Stärkekörner enthält, an einer Stelle, an welcher die Stärkekörner einige Zeit in Lösung begriffen waren, so findet man nicht selten Stärkekörner, bei welchen das Chromatophor dem Stärkekorn seitlich anliegt, ohne dass eine Verdickung der Schichten oder ein seitlicher Auswuchs des Stärkekornes unter der Hauptmasse des Chromatophors zu bemerken ist. Solche Stärkekörner von Iris habe ich z. B. Fig. 14, Taf. 9, meiner Abhandlung über die Struktur der Stärkekörner abgebildet. Ein noch auffallenderes Beispiel ist in Fig. R, Taf. 2, für Dieffenbachia dargestellt, in welcher eine Hervorragung der Stärkesubstanz zu sehen ist an einer von dünner Chromatophorenschicht überzogenen Stelle, während unter der dicken Chromatophorenlage keine Verdickung des Stärkekornes liegt. Ueber diese scheinbaren Ausnahmen klärt uns die Untersuchung der Biologie der betreffenden Pflanzenteile leicht auf, welche uns stets zeigt, dass in solchen Fällen das Stärkekorn nicht im Wachstum begriffen war, sondern meist sogar in Lösung. Das Chromatophor hatte in diesen Fällen seine Form verändert und nach der Formveränderung noch nicht Gelegenheit gefunden, neue Stärkesubstanz abzuscheiden.

Verfolgt man die Stärke ablagernde Thätigkeit der Chromatophoren genauer, wie ich es z. B. bei Pellionia gethan habe, so dass man genau weiss, welche Form das Chromatophor bei Erzeugung einer bestimmten Stärkeschicht besass, so findet man mit Sicherheit den Satz:

Die Gestalt der durch ein Chromatophor auf ein wachsendes Stärkekorn aufgelagerten letzten Stärkeschicht ist während der auflagernden Thätigkeit des Chromatophors stets annähernd ähnlich der Gestalt des Chromatophors, sobald dieses Chromatophor während der Auflagerung in Ruhe bleibt.

Die definitive Schichtendicke ist, wie wir sehen werden, von 2 Momenten abhängig, einmal von der Dicke der angelagerten Stärkeschicht, und zweitens

Digitized by Google

von der Lösung, welche eine mehr oder weniger dicke Lage der gebildeten Stärkeschicht wieder entfernt, ehe die zweite Auflagerungsperiode erfolgt.

Die Form der primären Auflagerung entspricht im allgemeinen dem, was wir beim Wachstum eines Sphäriten in einem Tropfen der zähflüssigen Mutterlauge erwarten können. Die Schichten werden an der Seite am schnellsten wachsen, an welcher ihnen das meiste Krystallisationsmaterial geboten wird. Es ist bei diesem Verhältnis zu erwarten, dass bei sehr reichlicher Produktion von Stärkesubstanz in den Chromatophoren und relativ langsamer Krystallisation die dünneren Schichten schneller wachsen, als sie es unserer Regel nach sollten, die Differenz zwischen dünnen und dicken Schichten also vermindert wird.

Diesem Faktor muss aber ein anderer korrigierend entgegentreten. Es wird nämlich häufig der Fall eintreten, dass die Diastase im Chromatophor zur Zeit der Lösung der Stärkeschichten in so grosser Menge vertreten ist, dass die dünnen Schichten fast ebenso stark angegriffen werden wie die dicken, also prozentisch viel mehr an Dicke abnehmen als die dicken Schichten. Die Proportionalität zwischen Chromatophorendicke und Schichtendicke wird also hierdurch gerade im umgekehrten Sinne beeinflusst wie durch den vorhergehend besprochenen Prozess.

So ist es erklärlich, dass die oben ausgesprochene Regel von der Aehnlichkeit der Stärkeschichten und Chromatophorenschichten stets annähernde Giltigkeit behält.

Ehe ich dieses Kapitel schliesse, will ich noch ein paar Sätze besprechen, welche sich aus der in diesem Kapitel besprochenen Regel und aus den im vorigen Kapitel erwähnten Thatsachen schliessen lassen und welche das Verständnis der Formbildung der Stärkekörner erleichtern können.

Fig. 9.

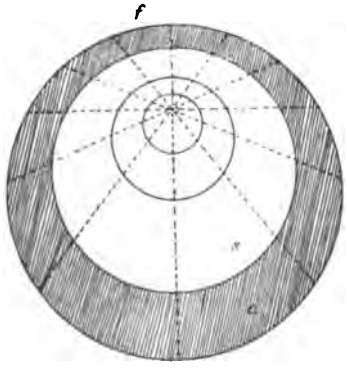


Fig. 10.

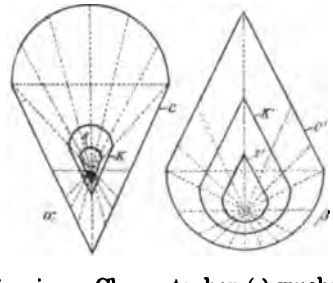


Fig. 9. Schema eines Stärkekorns (*s*), welches in einem Chromatophor (*c*) wuchs, dessen Gestalt sich stets ähnlich blieb; es wurden 5 Schichten gebildet.

Fig. 10. Schemata zweier Stärkeköner (*K* und *K'*) mit 3 Schichten, welche in einem wie *c* gestalteten Chromatophor entstanden sind.

1) Die Gestalt eines in einem Chromatophor, dessen Gestalt konstant bleibt, wachsenden monotonen Stärkekornes wird stets eine dem Chromatophor ähnliche werden, an welchem Orte des Chromatophors das Stärkekorn auch entsteht.

Digitized by Google

Wächst also ein Stärkekorn (Fig. 9 *s*) in einem stets kugelförmig bleibenden Chromatophor heran, so muss es kugelförmig werden; hat ein Chromatophor im Längsschnitte die Form der Fig. 10, so zeigt jedes in dem Chromatophor wachsende Stärkekorn im Längsschnitte einen ähnlichen Umriss, mag es z. B. am spitzen Ende (αK) oder am stumpfen Ende ($\beta K'$) eines solchen Chromatophors seine Lage haben.

2) Die Form der Schichtung eines in einem Chromatophor, dessen Gestalt konstant bleibt, wachsenden monotonen Stärkekornes ist abhängig von dem Orte, an welchem das Stärkekorn innerhalb des Chromatophors wächst.

Liegt z. B. ein wachsendes Stärkekorn dauernd im Centrum eines kugelförmigen Chromatophors, so wird es stets zentrisch geschichtet werden; bei jeder anderen Lage, z. B. bei derjenigen, welche das Stärkekorn in Fig. 9 einnimmt, wird das Stärkekorn exzentrisch geschichtet werden.

Wie auffallend verschieden die Schichtungen bei verschiedener Lage werden können, illustrieren die Fig. 10 α und 10 β, in denen K das Stärkekorn, *s* die einzige schwach lichtbrechende Schicht des Stärkekorns darstellt.

3) Zähflüssigkeit des Chromatophors und geringes Bestreben desselben, sich in gleichmässig dicker Schicht auf dem Stärkekorn auszubreiten, führen zu einer Erhöhung der Exzentricität der Schichtung der in den Chromatophoren wachsenden Stärkekörner.

In Fig. 11 sind 3 Stadien des Wachstums eines Stärkekornes dargestellt, welches in einem derartigen Chromatophor entstand. Der relativ stark Widerstand, welchen die dicke Schicht der Chromatophorensubstanz dem wachsenden Korne bietet, veranlasst eine stärkere Dehnung der dünnen Stelle des Chromatophors, infolgedessen auch ein Dünnerwerden der Stärkeschichten an der Spitze des Stärkekorns, wie es in Fig. 11 c schon deutlich hervortritt.

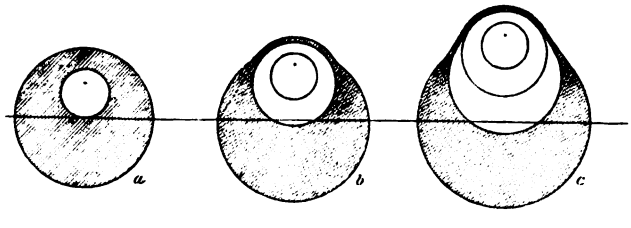


Fig. 11. Schema für die Entstehung exzentrischer Stärkekörner.

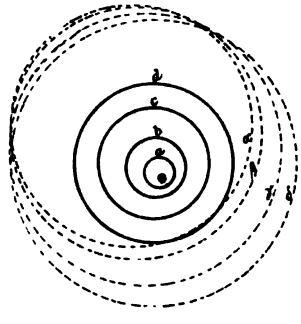


Fig. 12. Entstehung der zentrischen Schichtung infolge des Ausbreitungsbestrebens des Chromatophors.

4) Ein grosses Ausbreitungsbestreben des Chromatophors führt stets zur Entstehung zentrischer Schichtung der in ihm wachsenden Stärkekörner.

Lag das Stärkekorn *a* (Fig. 12) z. B. exzentrisch in dem Chromatophor α, so wurde es exzentrisch gebaut; umfliesst das Chromatophor dann nach und nach das Stärkekorn mehr und mehr gleichmässig, wie es in den 3 Stadien β, γ, δ

Digitized by Google

dargestellt ist, während dieses Umfliessens 3 dichte und 3 weniger dichte Schichten bildend, so erhält man ein Stärkekorn, welches schliesslich die in Fig. D dargestellte Schichtung zeigt.

5) NÄGELI stellte den Satz auf, dass alle Stärkekörner anfangs kugelförmig seien. Dieser Satz widerspricht der in Rede stehenden Regel und ist auch nicht richtig. Es ist zwar sehr wahrscheinlich, dass in sehr grossen, beliebig gestalteten Chromatophoren, in denen nur 1 Stärkekorn entsteht, die Stärkekörnchen stets als kugelförmige Anfänge sichtbar werden, wie das auch bei Sphäriten der Fall ist, welche in grösserer Menge von Mutterlauge frei entstehen, aber es ist ganz sicher, dass in sehr jungen Chromatophoren sehr häufig kaum sichtbar gestreckte Körnchen auftreten. So z. B. finden wir ganz kleine gestreckte Körnchen bei Hordeum (Taf. 1, Fig. B *a*).

O. Die wichtigsten Gestalten der Stärkekörner, ihre Entwickelungsgeschichte und ihre Benennungen.

Die Namen und Begriffe, welche mit der Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner zusammenhängen. NÄGELI hat auf Grund seiner unrichtigen Anschauung über das Wachstum der Stärkekörner eine Reihe von bei der Beschreibung der Stärkekörner allgemein angewandten Begriffen geschaffen, deren Inhalt nicht mehr mit den Thatsachen übereinstimmt. Unsere Forschungen haben zu neuen Vorstellungen über das Wachstum der Stärkekörner geführt, denen neue Begriffe ihr Dasein verdanken, für welche wir am besten neue, im Ferneren bei der Beschreibung der Formen der Stärkekörner zu verwendende Namen einführen. Wie ich sogleich zeigen werde, ist es nur in wenigen Fällen möglich, einen der alten Namen zur Bezeichnung von einem der neuen Begriffe zu benutzen.

NÄGELI unterschied zuerst „einfache" Körner und „zusammengesetzte" Körner, letztere schied er in „echte" und „unechte zusammengesetzte" Körner. Die Stücke, in welche seine zusammengesetzten Körner zerfallen können, nennt er „Teilkörner" und die Stücke der zerfallenen Körner nennt er „Bruchkörner". Auf S. 1 seiner Stärkemonographie (III) sagt NÄGELI: „Die Stärke kommt in der lebenden Pflanze fast ausschliesslich in Körnerform vor und tritt dann anfänglich immer als einfache Körner auf. Dieselben können einfach bleiben oder sich in zusammengesetzte verwandeln. Die letzteren bestehen aus mehreren oder vielen miteinander zu einer Gruppe von bestimmter und individueller Form verbundenen Teilkörnern und zerfallen in der Regel früher oder später in die Teilkörner, die ich dann Bruchkörner nennen will. Die Entstehung der zusammengesetzten Körner ist, wie ich später zeigen werde, eine doppelte. Entweder bilden sie sich durch Teilung eines ursprünglichen einfachen, oder dadurch, dass mehrere einfache Körner, die in einem Bläschen (unserem Chromatophor) beisammenliegen, durch gegenseitigen Druck miteinander verschmelzen. Erstere will ich als echte, letztere als unechte zusammengesetzte Körner bezeichnen."

Digitized by Google

Seite 2 bemerkt dann NÄGELI noch, er wolle die beiden Arten der zusammengesetzten Körner „nicht bloss deswegen" unterscheiden, „weil die im Bläschen entstandenen unechten zusammengesetzten Körner den echten meist vollkommen ähnlich sind, sondern namentlich auch deswegen, weil in manchen Fällen noch nicht zu ermitteln ist, ob eine Gruppe von verwachsenen Körnern durch Teilung eines Kornes oder durch Verschmelzung mehrerer anfänglich getrennter Körner entstanden ist." Als „Verwachsung" bezeichnet NÄGELI schon das Aneinanderhaften aller Stärkekörner einer Endospermzelle, z. B. des Maisendosperms (S. 2).

Von diesen Begriffen ist zuerst der der „echten zusammengesetzten Stärkekörner" völlig zu streichen; denn es giebt in der That keine Stärkekörner, welche durch Teilung eines ursprünglich einfachen Stärkekornes entstehen.

Der Ausdruck „unechte zusammengesetzte Stärkekörner", den wir für alle Chromatophoren gebrauchen dürften, in denen mehrere Stärkekörner wachsen, ist zu verwerfen, weil er jetzt unzweckmässig ist. Es wäre einmal sinnlos, von „unechten zusammengesetzten Stärkekörnern zu sprechen", wenn es keine „echten" giebt, und dann sind ja die in Rede stehenden Gebilde gar keine Stärkekorn-Individuen, sondern nur durch die Chromatophorensubstanz zusammengehaltene „einfache Stärkekörner".

Ein weiterer von NÄGELI eingeführter Begriff und Name ist der der „halbzusammengesetzten Stärkekörner". Nach NÄGELI (S. 262) sind halbzusammengesetzte Stärkekörner Uebergangsglieder zwischen einfachen Stärkekörnern und echten zusammengesetzten Stärkekörnern; er stellt sich vor, das einfache Korn ginge in ein echtes zusammengesetztes über, indem in seinem Innern 2 bis mehrere neue Kerne aufträten (während sich zugleich die Substanz des alten Kernes verdichte), welche zur Entstehung neuer Schichtenzentren führten, die, selbständig sich ausbildend, das Stärkekorn in ein halbzusammengesetztes verwandelten (S. 253 und 214); aus diesen halbzusammengesetzten Stärkekörnern entständen dann unter Bildung von Spalten zwischen den sich schliesslich berührenden Schichtenkomplexen die echten zusammengesetzten Stärkekörner (S. 262). Diese Ansicht NÄGELIS ist unrichtig; denn diejenigen Stärkekorn-Individuen, welche NÄGELI als „halbzusammengesetzte" bezeichnet hat, entstehen durch Umlagerung von mehreren einfachen Stärkekörnern mit gemeinsamen Stärkeschichten.

Wie wir sehen, müssen wir den Begriff und Namen der „echten" und „unechten zusammengesetzten" Stärkekorn-Individuen fallen lassen; es würde somit auch unzweckmässig sein, wollten wir von „halbzusammengesetzten" Stärkekorn-Individuen sprechen. Die in Rede stehenden Stärkekörner könnte man allerdings sehr wohl mit den Namen „zusammengesetzte" Stärkekörner bezeichnen; da bei Einführung dieses alten Namens für den neuen Begriff aber leicht Konfusion entstehen könnte, wollen wir denselben nicht benutzen, dafür vielmehr den Ausdruck „komplexe" Stärkekörner einführen.

Der NÄGELI'sche Begriff und Name „einfaches Stärkekorn" kann beibehalten werden.

An Stelle der von NÄGELI eingeführten, von mir zurückgewiesenen Namen

Digitized by Google

und Begriffe möchte ich hiermit andere vorschlagen und einige neue sogleich hinzufügen.

a) Einfache oder monarche Stärkekörner, d. h. solche, welche nur ein Schichtenzentrum besitzen.

b) Komplexe Stärkekörner sind solche, welche aus mehreren in einem Chromatophor dicht bei einander wachsenden Stärkekörnern dadurch hervorgingen, dass diese von gemeinsamen Stärkeschichten umhüllt wurden und so zu einem einzigen Individuum verbunden wurden. Komplexe Stärkekörner können di- bis polyarch sein.

c) Solitäre Stärkekörner nennen wir solche, welche einzeln in einem Chromatophor wuchsen.

d) Adelphische Stärkekörner sind solche, welche mit noch anderen zusammen in einem Chromatophor wuchsen. Sie können diadelphisch bis polyadelphisch sein; bis zu den 9-brüdrigen Stärkekörnern wollen wir sie oligoadelphisch nennen.

e) Unter monotonen Stärkekörnern wollen wir diejenigen verstehen, welche im grossen und ganzen während ihres Lebens nur Lösungsperioden durchmachten, die von jeder während jeder Auflagerungsperiode abgeschiedenen Schicht einen zusammenhängenden Teil übrig liessen. Rein monotone Stärkekörner, bei denen also von jeder gebildeten Schicht noch ein Rest vorhanden ist, die also, auch wenn sie exzentrisch sind, nur geschlossene Schichten besitzen, sind anscheinend sehr selten; wir werden die Bezeichnung auch überall da anwenden, wo deutliche Zeichen einer Polytonie nicht vorhanden sind.

f) Polytone Stärkekörner sind solche, welche während ihrer Entwickelung zwei bis viele kräftige Lösungsperioden durchmachten, durch welche zahlreichere Schichten völlig wieder entfernt oder ihrer Längsausdehnung nach stark beschnitten wurden, und dazwischen wieder mehrere Perioden, in denen sie relativ monoton wuchsen, von deren Erwerb Partien im Stärkekorn erhalten blieben. Polytone Stärkekörner zeigen, wenn sie exzentrisch gebaut sind, stets eine Reihe deutlich seitlich offener Schichten.

Die wichtigsten Arten der Stärkekörner.

Annähernd monotone Stärkekörner besitzen Gestalten von einfachen Symmetrieverhältnissen; häufig sind sie Rotationskörper; es hängt das von dem wesentlichen Einflusse ab, welchen die flüssigen Chromatophoren auf die Form und Schichtung der wachsenden Stärkekörner ausüben. Man findet relativ monotone Stärkekörner vorzüglich in den Nährgeweben der Samen, in welchen nur während des kräftigsten Wachstums der Nährgewebezellen und deren Chromatophoren eine energische periodische Lösung der Stärkekörner statthat, durch welche die zentrale Masse der Stärkekörner relativ wenig dicht wird, dann aber ein ganz regelmässiges Wachstum der Stärkekörner erfolgt, welches mit der Samenreife stillsteht. In vielen Keimblättern, welche Stärke als Reservestoff führen, verhält sich die Sache ganz ähnlich. Auch zahlreiche typische, farblose Speicherwurzeln, Speicherachsen und aus Blattanlagen hervorgehende typische Reservestoffbehälter, welche sich mit Stärke füllen, während sie heranwachsen, führen, wenn sie normal vegetierten, relativ monotone Stärkekörner. Solche typischen Reserve-

Digitized by Google

stoffbehälter haben meist die Eigentümlichkeit, die einmal aufgenommene Stärke sehr fest zu halten und sie nicht wieder in Lösung zu bringen, wenn Nachbarorgane Bedarf haben. Sie sind allermeist während ihres Wachstums und der Zeit der Reservestoffaufnahme äusserst unabhängig von ihren Schwesterorganen, so dass die Stärkekörner nur in äussersten Fällen für die Speicherorgane selbst in Gebrauch gezogen werden. So findet man z. B. relativ monotone Stärkekörner in den heranwachsenden Speicherblättern von Adoxa, in den Rhizomspitzen von Iris germanica im Herbste, in Kartoffelknollen. Zu betonen ist zuletzt, dass völlig monotone Stärkekörner mit relativ dichter zentraler Partie in allen ausgewachsenen Parenchymzellen entstehen können, welche eben stärkeleer geworden, einige Tage einen relativ gleichmässigen Strom von Kohlehydraten zugeführt erhalten. Es kann dann z. B. schon ein relativ grosses monotones Stärkekorn innerhalb 14 Tagen heranwachsen.

Auffallend polytone Stärkekörner, welche sich durch die periodische Ungleichheit ihrer Schichten besonders auszeichnen, finden sich am häufigsten und konstantesten in typischen Speicherorganen, welche mehrere Jahre leben und infolgedessen mehrere Speicher- und Auswanderungs-Perioden für die Kohlehydrate durchmachen, so z. B. schon in den alten Speichersprossen von Adoxa (Fig. 80—87), die man im Frühjahr des 2. Kalenderjahres ihres Lebens sammelt. Diese Speichersprossen erhalten in dieser Periode ihres Lebens nur bei besonders starker Assimilation Zufuhr von Kohlehydraten und greifen die Stärke bei geringstem Bedarf der jüngeren Schwesterorgane an. Ebenso treffen wir schön polytone Stärkekörner in den 3 Jahre alten Speicherbasen der Hyacinthe (Taf. 6, Fig. o, *p*). Aber auch in mehrere Jahre lebenden Organen, welche nebenher als Speicherorgane dienen, können polytone Stärkekörner leicht entstehen, wie das meine Versuche mit Pellionia zeigen. Im allgemeinen tritt die Polytonie der Stärkekörner um so deutlicher hervor, je exzentrischer die Stärkekörner gebaut sind, weil an der seitlichen Oeffnung der Schichten die energischen Lösungsperioden am leichtesten erkannt werden können.

Die Aehnlichkeit der monotonen Stärkekörner ein und desselben Pflanzenteiles und der verschiedenen Individuen eines bestimmten Pflanzenteiles ist eine bekannte Erscheinung. Sie ist eine Folge der spezifischen Beschaffenheit des Chromatophors und des Cytoplasmas eines bestimmten Pflanzenteiles und der annähernd gleichen Biologie des letzteren.

Selbst monotone Stärkekörner, welche in ein und demselben Pflanzenteile in ein und derselben Zelle zu verschiedenen Zeiten wachsen, können jedoch sehr verschiedene Formen annehmen, da im Laufe des Lebens einer Zelle Cytoplasma und Chromatophor ihre Grösse, Konsistenz und Chemie ändern.

So z. B. wachsen in den Chromatophoren einer Zelle der Speicherschuppe von Adoxa Moschatellina im Frühjahr des 1. Jahres der Entstehung der Speicherschuppe meist in den Jugendstadien monarche, exzentrische, kegelförmige Stärkekörner heran (Fig. 34), während im 2. Frühjahr dieselbe Zelle meist nur polyarche, fast zentrische Stärkekörner (Fig. 64) erzeugt.

Kleine Schwankungen in der Gestalt der Stärkekörner, die nach gewissen Regeln statthaben, finden sich bei den Stärkekörnern ein und desselben Pflanzenteiles nicht nur deshalb, weil die Stärkekörner nicht alle zu gleicher Zeit ent-

Digitized by Google

stehen, sondern auch deshalb, weil jede Zelle ihre eigene Biologie hat, ja jedes Chromatophor besondere individuelle Eigenschaften besitzt.

In den verschiedenen Organen ein und derselben Pflanze können danach begreiflicherweise die Stärkekörner recht verschiedene Gestalten erhalten. So z. B. bilden die Leukoplasten der Kartoffelknolle am reichlichsten solitäre, monarche, exzentrische, kegelförmige oder eiförmige Stärkekörner, die bis 200 μ lang werden können und meist ziemlich zarte, deutliche, unregelmässige Schichtung besitzen, daneben allerdings aber auch komplexe und oligoadelphische Stärkekörner aus. In den Chloroplasten der Früchte sieht man hauptsächlich grosse, solitäre, umgekehrt-kegelförmige Stärkekörner entstehen, mit in ganz regelmässigen Abständen auftretenden, gleichbreiten, schwach lichtbrechenden Schichten. In den Chloroplasten der Assimilationszellen der Laubblätter bildet die Kartoffel täglich 3 bis 6 gestreckte Stärkekörner, die höchstens 2 μ lang und 1 μ breit sind.

Die polytonen Stärkekörner eines Pflanzenteiles, selbst die einer Zelle sind im allgemeinen weniger ähnlich untereinander als die monotonen, da bei ihnen die anfänglich vorhandenen Differenzen durch die Veränderungen noch verstärkt werden, welche die kräftigen Lösungserscheinungen am monotonen Stärkekorne hervorrufen.

NÄGELI hat in seiner grossen Stärkemonographie (III) unternommen, unter den Gesichtspunkten seiner Wachstumstheorie der Stärkekörner eine Aufzählung und kurze Charakteristik der wichtigsten Formen der Stärkekörner zu geben, allerdings fast nur der monotonen Stärkekörner (III, S. 406 und 1). Im Anschlusse an diese Aufstellung und unter Betonung derjenigen Momente, welche wir nach den neuen Forschungen bei Erklärung der Entstehung dieser verschiedenen Gestalten und Schichtungsformen ins Auge zu fassen haben, will ich jetzt ebenfalls die wichtigsten relativ monotonen Stärkekornformen, die wir bei den Angiospermen beobachten können, in ein System bringen und beschreiben. Selbstverständlich giebt es zwischen den verschiedenen hervorgehobenen Formen Uebergänge. Ich schicke dieser Abhandlung eine kurze Besprechung der hierher gehörigen allgemeinen Gesichtspunkte voraus.

Die Gestalten, welche die Stärkekörner annehmen, sind äusserst mannigfaltig. Die Mannigfaltigkeit der Form, welche wir bei den Stärkekörnern beobachten, steht in einem auffallenden Gegensatze zu der Monotonie der Gestalt, welche uns bei den künstlichen Sphärokrystallen entgegentritt. Das Auffallende dieser Erscheinung schwindet aber sofort, sobald wir uns klar machen, dass die Verhältnisse, unter denen wir Sphärokrystalle gewöhnlich wachsen lassen, prinzipiell gleichartig sind, die Verhältnisse, unter denen die Stärkekörner wachsen, äusserst mannigfaltig. Die Lösungen, in welchen die künstlichen Sphärokrystalle entstehen, umgeben den Sphärokrystall in so grosser Menge, dass die Zufuhr von Krystallisationsmaterial von allen Seiten gleichmässig erfolgt; schwimmen die wachsenden Sphärokrystalle deshalb frei in einer solchen Lösung, so werden sie kugelförmig und zentrisch geschichtet. Wachsen die Sphärokrystalle bis an die Glaswände oder an die Flüssigkeitsoberfläche, so hören ihre Schichten dort plötzlich auf, sie werden teilweise offen, und die Sphärokrystalle nehmen einseitig die Gestalt der hier verlaufenden Fläche an, und ebenso berühren sich zwei oder mehrere Sphärokrystalle mit offenen Schichten

Digitized by Google

in geraden Flächen, wie ich es in Fig. a, Taf. 8, dargestellt habe. Die letzteren Erscheinungen kommen bei den Sphärokrystallen dadurch zustande, dass die Trichite der Mutterlauge, welche sie bei ihrem Wachstum zugleich mehr und mehr verdrängen, wenn dieselben in dünner Schicht zwischen der Grenze des Sphärokrystalles und der Glaswand oder in der Lösungsfläche zweier Sphärokrystalle liegt (Fig. a), alle krystallisationsfähige Substanz entziehen und dass diese in die Zwischenräume gar nicht mehr hineingelangen kann, weil die peripheren Trichite alle Moleküle, welche zuwandern, in Anspruch nehmen.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Stärkekörnern. Dieselben wachsen, wie ich in Kapitel J zeigte, stets in den Chromatophoren, welche ein zähflüssiges Tröpfchen bilden, dessen Substanz die wachsenden Stärkekörner rings umhüllt (Kapitel K). Wie wir wissen, erzeugt dieses zähflüssige Tröpfchen selbst das Krystallisationsmaterial, und jede noch so dünne Schicht desselben vermag unter Umständen dauernd Krystallisationsmaterial zu liefern. Die Menge des erzeugten Krystallisationsmaterials ist jedoch abhängig von der wirksamen Masse des Chromatophors, und das Stärkekorn wird deshalb, wie jeder andere Sphärokrystall es auch thun würde, dort am stärksten wachsen, wo die Schicht der Chromatophorensubstanz am dicksten ist; wir haben diese Regel ja schon im Kapitel N kennen gelernt. So wird also die Gestalt des Stärkesphärokrystalls abhängig von der Gestalt, welche das Chromatophor annimmt. Wie die Gestalt des Chromatophors wechselt, haben wir im Kapitel M besprochen. Aus unserer Betrachtung geht aber auch ohne weiteres hervor, dass wir bei einem absolut monoton wachsenden Stärkekorne niemals offene Schichten antreffen können; diese können nur auftreten, wenn ein Teil eines exzentrisch geschichteten Kornes durch Lösung entfernt wird. Auch bei gegenseitiger Wachstumshinderung einzeln in den Chromatophoren wachsender Stärkekörner, wie sie in dem Endosperme eintreten, finden wir deshalb keine offenen Schichten, so z. B. finden wir sie nicht bei den Stärkekörnern von Zea Mais. Wüchsen die Stärkekörner von Zea Mais in einer Mutterlauge, die durch Krystallisation erschöpfbar wäre, so würden die eckigen Körner an den flachen Berührungsstellen offene Schichten zeigen; da aber die zähe Mutterlauge nicht völlig zwischen den Stärkekörnern herausgepresst wird (es liegt sogar zwischen je zwei Chromatophoren noch eine Cytoplasmalamelle) und fortfährt, in sich Stärkesubstanzen zu erzeugen, so bilden sich auch an der Berührungsfläche noch dünne Schichten von Stärkesubstanzen. Den gleichen Unterschied sehen wir bei der Ausbildung diarcher und polyarcher Stärkekörner hervortreten, wie bei der Vergleichung der Fig. a, Taf. 8; D I', Taf. 5, sowie z und c, Taf. 4, direkt erkennbar ist.

In der folgenden Zusammenstellung habe ich zuerst versucht, die wichtigsten Faktoren, welche die Abweichung der Gestalt der annähernd monotonen, einzeln in einem Chromatophor wachsenden Stärkekörner von der Gestalt einer zentrisch geschichteten Kugel, wie wir sie für frei wachsende Sphärokrystalle gewöhnt sind, in der That bewirken, in Beispielen ihrer Wirksamkeit vorzuführen.

Wir werden dabei beim ersten Beispiele, den linsenförmigen Stärkekörnern von Hordeum, als wichtigsten Grund der abweichenden Form des Stärkekornes die primäre Wachstumshinderung, welche die Jugendzustände der Körner aufeinander ausüben, kennen lernen. Bei den bohnenförmigen Stärkekörnern von Cicer (Fig. 15) ist die Abweichung von der Kugelform bedingt durch die

Digitized by Google

Scheibenform der jungen Chromatophoren und durch die anfangs erfolgende unregelmässige Anätzung der jungen Stärkekörnchen. Das exzentrische Wachstum der Stärkekörner von Adoxa, Pellionia, Dieffenbachia ist durch die im Kapitel M genauer auseinandergesetzten Verhältnisse, „Zähflüssigkeit des Chromatophors und geringes Bestreben desselben sich in gleichmässig dicker Schicht auf dem Stärkekorne auszubreiten", bedingt, während die im Alter auftretende Abflachung dieser Stärkekörner durch den Druck des Cytoplasmas bewirkt wird. Bei den Stärkekörnern von Canna erhält ein Einschluss des Chromatophors, ein Krystalloid, einen wesentlichen Einfluss auf die Gestalt des Stärkesphärokrystalles.

Relativ monotone Stärkekörner.

A. Monarche Stärkekörner.

a) Solitäre Stärkekörner.

α) Zentrische Stärkekörner.

Kern im mathematischen Mittelpunkte liegend; Schichten immer auf je zwei diametral gegenüberliegenden Punkten gleich (NÄGELI III, S. 407). Zentrische Stärkekörner finden sich, wie schon NÄGELI (S. 408, 416, 421) bemerkt, fast nur in Samen. Es ist das dadurch erklärlich, dass gerade in den Samen das Cytoplasma reichlich und dünnflüssig ist, die Chromatophoren dünnflüssig sind und ein grosses Ausbreitungsbestreben besitzen.

1) Monarch solitär zentrisch kugelig (NÄGELI III, S. 24 und 408, Typus 1). Kern kugelig, im Zentrum des kugeligen Kornes; Schichten, welche in jeder Lage kreisrund erscheinen, sind überall gleich dick.

Ueber die Entstehungsgeschichte eines derartigen Stärkekornes habe ich schon eine kurze Mitteilung für Sorghum vulgare, allerdings für rote Stärkekörner (ARTHUR MEYER III, S. 359) gemacht, jedoch verhalten sich die blauen Stärkekörner von Sorghum ganz gleich. In Früchten, welche ungefähr 2,5 mm Durchmesser erlangt haben, sieht man die Stärkekörnchen zuerst als kleine Kugeln auftreten, welche sich mehr und mehr vergrössern, indem sie Kugelschalen von Stärkesubstanz auflagern. Nach 20 Tagen ist das Stärkekorn ausgewachsen. Wo die Stärkekörner dicht in der Zelle liegen, tritt zuletzt gegenseitige Wachstumshemmung der Körner ein, so dass diese zuletzt mehr oder weniger polyedrisch werden.

Ganz ähnlich verhält es sich, wie schon aus GRIES' Angaben (I, p. 20) hervorgeht, bei den Stärkekörnern von Zea Mais. Bei Zea Mais scheinen mir anfangs, wenn die Chromatophoren noch fast alle um den die Mitte der Zelle einnehmenden Zellkern versammelt sind, häufig mehrere Stärkekörnchen in einem Chromatophor zu wachsen, doch werden diese anscheinend dann fast alle wieder gelöst, bevor das monotone Wachstum der Stärkekörner beginnt, so dass die Stärkekörner meist solitär wachsen, nur selten kleine Körnchen oder ein zweites Korn neben sich im Chromatophor liegen haben. Entsprechend der Thatsache, dass alle Jugendstadien der solitären Körner so lange Kugeln und stets genau zentrisch geschichtet sind als die Chromatophoren noch entfernt voneinander liegen, findet man die Stärkekörner, auch wenn sie schon $^2/_3$ ihrer Grösse

Digitized by Google

erreicht haben, meist noch vollkommen kugelförmig und genau zentrisch geschichtet, wie es in Fig. 13 dargestellt ist. In diesem Stadium erkennt man die Schichten noch relativ leicht. Die frisch aus der noch nicht völlig ausgewachsenen Endospermzelle herausgenommenen Körner lassen oft deutlich radiale Strichelung der Schichten erkennen. Später werden die solitären Körner durch Wachstumshinderung der Nachbarkörner eckig. Untersucht man die Schichtung dieser eckiger Stärkekörner genau, so sieht man, dass bei ihnen alle Schichten geschlossen sind, dass aber die Schichten auf den flachen Stellen plötzlich dünner werden. Bei Sphärokrystallen, welche in einer leichtflüssigen Mutterlauge wachsen, würde das Verhältnis anders sein, dort würden die Schichten einfach aufhören, ähnlich, wie es in Fig. a, Taf. 8, bei den zwei sich berührenden Sphärokrystallen des Amylodextrins zu sehen ist. In den Zellen des Endosperms liegen die Verhältnisse jedoch anders. Jedes Stärkekorn ist von einer zähflüssigen Lösung, dem Leukoplasten, umgeben, deren Konzentration durch die Krystallbildung nicht abnimmt, da der Leukoplast die Stärkesubstanzen fortwährend neu erzeugt. Werden die Stärkekörner nun so gross, dass sie sich gegenseitig drücken, so wird die Mutterlauge zwar an den Berührungsstellen dünner, aber sie wird nicht völlig hinausgepresst, so dass wohl ein Dünnerwerden der Schichten an der Berührungsstelle eintritt, aber kein völliges Aufhören des Wachstums der Schichten. Die peripheren Schichten sind mit Sicherheit nur an Material zu erkennen, welches man mehrere Jahre in mit der 10fachen Menge Wassers verdünnter Salzsäure hat liegen lassen.

Fig. 13. Stärkekorn aus dem Endosperm von Zea Mais, welches bis zu $^2/_3$ der definitiven Grösse herangewachsen ist. Vergr. 1:600.

Fig. 14. Stärkekorn des Endosperms von Zea Mais, 3 Jahre mit verdünnter Salzsäure behandelt. Vergrösserung 1:600.

2) Monarch solitär zentrisch linsenförmig. Kern und Korn rundlich, zusammengedrückt (auch rundlich-nierenförmig oder rundlich-oval, zusammengedrückt). (N. III, S. 416.)

Beispiele: Stärkekörner aus den Samen von Triticum, Secale cereale, Hordeum vulgare.

Für die monarchen zentrischen linsenförmigen Grosskörner von Hordeum distichum (welche eigentlich adelphisch sind, doch so kleine Bruderkörner besitzen, dass dieselben nicht wesentlich für die Ausgestaltung des Grosskornes in Betracht kommen) habe ich die Entwickelungsgeschichte in Kapitel U schon angegeben, hier soll eine kurze Besprechung der für die Gestaltbildung massgebenden Faktoren nochmals Platz finden.

In den Chromatophoren des Endosperms entwickeln sich schon früh einzelne kleine Stärkekörnchen, welche durch das schnelle Heranwachsen mehrerer Körnchen in dem noch relativ kleinen Chromatophor sich schon gegeneinander abflachen (Taf. 1, Fig. B *a*). Dann tritt, während des Heranwachsens der Endospermzellen, teilweise Lösung der kleinsten Körnchen, teilweise Neuanlage solcher ein, so dass in einem Chromatophor durch gegenseitige Wachstumshinderung mannigfaltig geformte Stärkekörnchen entstehen (Fig. D). Viele dieser Körnchen sind seitlich abgeflacht, manche dabei halbmondförmig, handelförmig, bohnenförmig. Diese flachen, mit seitlichem Einschnitte versehenen Formen

Digitized by Google

werden nun dadurch bei weiterem Wachstum unregelmässig linsenförmig, dass sich die Einbuchtungen schliessen. Wie dieser Schluss eintreten kann, ist leicht verständlich. Denken wir uns bei einem Stärkekörnchen, wie es in Fig. D *a* dargestellt ist, das die Einbuchtung bewirkende kleinere Stärkekörnchen entfernt, so findet sich in der Bucht eine relativ dicke Schicht Chromatophorensubstanz, also auch Mutterlauge, und nun wachsen die in der Bucht liegenden Krystallnadeln des Sphäriten schneller als die an der übrigen Peripherie des Kornes liegenden. Die Bucht wird dann entweder durch geschlossene Schichten gefüllt, wie es in Fig. F *b* dargestellt ist, oder es bleibt, wenn die Seitenränder der Bucht sich relativ schnell verdicken, ein Berührungsspalt sichtbar, wie es in Fig. L *a* und L *c* und *d* dargestellt ist. Ist die Chromatophorensubstanz aus diesem Spalte herausgedrängt, so wird derselbe nicht selten von völlig geschlossenen Schichten überwachsen. Die Fig. F *b*, H *b'*, L *c* und *d* sind genau nach der Natur entworfen.

Die Form der Stärkekörner wird also hier wie bei Canna in der Jugend bestimmt, nur sind es hier bei Hordeum nicht Krystalloide, sondern Bruderkörner selbst, welche wesentlich formgebend wirken.

3) Monarch solitär zentrisch oval. Kern und Korn oval oder lanzettlich-oval, im Querschnitte kreisrund; Schichten auf 2 diametral gegenüberliegenden Punkten gleich, an den beiden Polen am mächtigsten (N. III, S. 421, Typ. 3).

Beispiele: Manche Körner aus den Cotyledonen von Vicia Faba und anderer Papilionaceen.

Schimper hat 1881 sich besonders die Entwickelung der Stärkekörner der Cotyledonen von Dolichos Lablab (S. 186; Taf. 2, Fig. 1—3) angesehen. Er sagt darüber: „Die Stärkekörner treten erst, wenn die Samen $^1/_3$ oder mehr ihrer definitiven Grösse erreicht haben, für die unmittelbare Beobachtung auf. Sie stellen zuerst tafelförmige, von Chlorophyll umgebene Körperchen von sehr höckeriger Oberfläche dar. Die Stärkekörner behalten dieselbe Gestalt und Struktureigentümlichkeiten unter bedeutender Grössenzunahme so lange, als die Cotyledonen in Wachstum begriffen sind und eine lebhaft grüne Farbe besitzen. Mit dem Aufhören des Wachstums und dem Verschwinden des Chlorophylls beginnt die Bildung der definitiven Reservestärke; es treten glänzende, bläulich schimmernde Stellen zunächst gewöhnlich an einzelnen hervorragenden Stellen oder auf einer Seite des Stärkekornes auf; bald jedoch wird dasselbe von einer dünnen Schicht dichter, nicht korrodierter Substanz rings umgeben. Die Stärkebildung geht gleichmässig weiter. In dem fertigen glatten Korne erkennt man deutlich das korrodierte, höckerige Anfangsgebilde. Die Stärkebildung in den Samen von Vicia Faba ist im wesentlichen derjenigen von Dolichos gleich; bei Phaseolus sind die Stärkekörner anfangs spindelförmig, von weniger unebener Oberfläche als die der eben genannten Pflanzen; jedoch lässt sich dieselbe Art der Entwickelung auch für sie nachweisen."

Für Phaseolus mache ich auf meine Angaben über die Chromatophoren der Keimblätter dieser Pflanze noch aufmerksam (VII, S. 71).

Ich habe, um die in der Schimper'schen Untersuchung zur Erklärung der Gestalt der Stärkekörner der Papilionaceen noch fehlenden Momente zu ergänzen, die Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner der Keimblätter von Cicer arietinum untersucht, welche sich deshalb besonders gut eignen, weil die

Digitized by Google

Chromatophoren dieser Samen deutlich grün sind und in 2—5-proz. Salpeterlösung gut beständig sind.

In Keimblättern, deren Durchmesser etwa 0,7 mm beträgt, erkennt man die Chromatophoren schon als äusserst zarte Pünktchen, welche teilweise äusserst kleine, meist stabförmige oder kugelförmige Stärkekörnchen einschliessen oder auch stärkefrei sind. Manchmal trifft man ältere Stadien der Keimblätter wieder stärkefrei, so dass jetzt wohl noch oft vollkommene Lösung und Wiederbildung der Stärkekörner von Tag zu Tag statthat. In Keimblättern von 1,5 mm Durchmesser sind die Chromatophoren schon deutlich und grünlich (Fig. 15 *a*). Bei genauer Beobachtung sieht man, dass die Chromatophoren, wenn sie zufällig stärkefrei sind, flach-scheibenförmig sind. Alle Chromatophoren liegen im Wandbeleg und enthalten grösstenteils ein Stärkekorn, selten 2 Stärkekörner, welche dann mit der flachen Seite aneinander liegen. Die Stärkekörner sind allermeist, entsprechend der Form der Chromatophoren, scheibenförmig, doch von verschiedener Dicke. Da infolge des kräftigen Wachstums der Zellen noch von Zeit zu Zeit energische Lösung erfolgt, so sind die Körner allermeist unregelmässig konturiert, höckerig, doch nicht so kräftig, wie es nach SCHIMPERS Zeichnung bei Dolichos der Fall ist. Die Körner machen den Eindruck, als seien sie wenig dicht (Fig. 15 *b*); Schichtungen lassen sich noch nicht oder nur einzeln erkennen, weil sie wahrscheinlich infolge der kurzen Lebenszeit des Einzelkornes häufig gar nicht deutlich entstehen, oder auch, weil sie noch zu dünn sind, um sichtbar zu sein. Dagegen kann man bei Stärkekörnern, welche sich in Keimblättern von 2,5 mm Durchmesser finden, schon allermeist einzelne diffuse Schichten erkennen (Fig. 15 *c*). Die Stärkekörner sind jetzt noch etwas unregelmässig konturiert, doch gleichen sich jetzt schon die Unregelmässigkeiten etwas aus, da die Lösung nicht mehr eine so kräftige ist. Die Chromatophoren umschliessen die Stärkekörner als schon deutlich sichtbare grünliche Schicht, die von nun an immer gut zu beobachten ist und die Körner fast gleichmässig umfliesst. Aus diesem Grunde glättet sich auch die Oberfläche der Körner nun mehr und mehr, und wachsen die Stärkekörner auch deshalb nun relativ stärker in die Dicke als in die Breite, da ja bei allseitig gleich dicker Auflagerung der Schichten der kurze Dickendurchmesser prozentisch schneller wächst als der lange Längsdurchmesser des Kornes (siehe das Schema in Fig. 15).

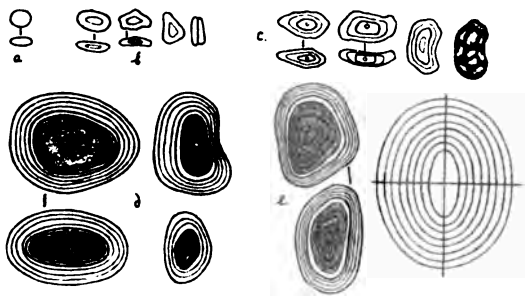


Fig. 15. Stärkekörner und Chromatophoren aus den Keimblättern von Cicer arietinum L.

a. Ausgewachsene Chloroplasten. Kotyledonendicke je $1^1/_2$ mm.
b Stärkek. aus einem Kotyledonen von $1^1/_2$ mm Dicke.
c „ „ „ „ „ $2^1/_2$ „ „
d „ „ „ „ „ $3^1/_2$ „ „
e „ „ „ „ zur Zeit der Reife, vor dem Austrocknen.

Die durch Striche verbundenen Figuren stellen dasselbe Objekt von verschiedenen Seiten dar. 1:600. Rechts unten Schema; Radienverhältnis für die kleinste Ellipse: 7:16, für die grösste 13:16.

Digitized by Google

Die ausgewachsenen Stärkekörner, welche die Zelle noch nicht völlig anfüllen und die dünne, grüne Chromatophorenhülle deutlich zeigen (Fig. 15 *d*), lassen in der Mitte einen den jüngeren Körnern entsprechenden, relativ schwach lichtbrechenden, meist diffusen Schichtenkomplex erkennen. Die jüngeren, glatten Schichten sind gleichmässig, deutlicher und stärker lichtbrechend. Die Körner haben sich alle abgerundet, so dass sie thatsächlich sehr häufig fast oval sind; sieht man genau hin, so erkennt man jedoch, dass alle Körner etwas zusammengedrückt sind, wie es ihrer Entwickelungsgeschichte entspricht, dass kaum ein einziges walzenrund ist.

Schon in den noch grünen, aber völlig ausgewachsenen Samen findet man die Körner hier und da mit einem centralen linienförmigen Spalt oder einer schwach lichtbrechenden stabförmigen Stelle versehen, welche wahrscheinlich dadurch zustande kommt, dass schon im feuchten Korn am Schlusse Spannungen entstehen, welche das morphologische Centrum entsprechend der Form des Stärkekornes zerren.

Bringt man Gewebe des trocknen Samens in Wasser, so erscheinen die Stärkekörner fast durchgehend mit Spalten versehen, welche vorzüglich parallel der breiten Fläche der ersten Kornanlage verlaufen, also von den Kanten des wenig flachen Kornes aus die Mitte durchbrechen. Nach und nach schliessen sich die Spalten der im Wasser liegenden Körner wieder, so dass man sie meist nicht mehr erkennen kann.

4) Monarch solitär zentrisch stabförmig bis knochenförmig. (N. III, S. 428, Typ. 4 und 5.)

Beispiele: Stärkekörner der Euphorbiaceen-Milchröhren.

Die Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner der Euphorbiaceen ist noch genauer zu untersuchen. Potter, der die Entwickelung der Stärkekörner bei Euphorbia splendens verfolgt hat (I, p. 448), sagt: In tracing the development of the rod- or bone-shaped grains of starch of the Euphorbiaceae, I find that they are developed in the interior of rod- or spindle-shaped starch-forming corpuscles, which lie in the parietal protoplasm of the cell. The starch-grain is at first visible, through the agency of iodine, as a thin streak in the interior of the starch-forming corpuscle. This streak through the deposition of starch, assumes a rod- or spindle-shape; it increases in length and breadth, the starch-forming corpuscle at the same time increasing. When the starch-grain has attained nearly to its maximum dimensions in lenght and breadht, the starch-forming corpuscle collects at both ends of the rod-shaped grains, and there forms the masses of starch at the end of the rod, causing it to assume its remarkable shape resembling a bone. The bone-shaped grain formed in this manner consists of a cylindrical rod two to three times longer than broad, having at its ends masses of starch of irregular semicircular form, the diameter being often nearly three times that of the rod. These masses of starch deposited at the extremities of the rod are not hemispherical, but semicircular disks with a very irregular outline.

The lacticiferous cells are polynucleated (Treub, Archives Néerlandaises, 1880), and since, when very young, their diameter does not much exceed that of the nuclei, it follows that the starch-forming corpuscles being much longer than broad, and hence it comes that the primitive shape of the grain should be that of a rod. Later, however, when the lacticiferous cells has increased in

Digitized by Google

diameter, the starch rod can also increase its diameter. This increase in diameter is not uniform over all the rod, but confined principally to its extremities, where the starch-forming corpuscle has collected and formed the irregular disk-shaped masses."

Nach POTTER scheint es, als sei schon das Chromatophor gestreckt und gebe die erste Veranlassung zur gestreckten Form des stabförmigen Stärkekornes. Die primäre Streckung des Chromatophors führt POTTER auf die schmale, gestreckte Form der jugendlichen Milchröhren zurück. Die stabförmigen Stärkekörner werden durch Ansammlung der Chromatophorensubstanz an den Enden derselben knochenförmig. Weshalb die Chromatophorenmasse sich an den Spitzen sammelt, sucht POTTER nicht zu erklären. Dass die Anschwellungen schliesslich abgeflacht werden, erklärt sich nach POTTER aus der späteren Erweiterung der Milchröhren.

Im allgemeinen entspricht die Form und Schichtung der Stärkekörner den gemachten Angaben und Annahmen. Entnimmt man aus jungen Sprossen von Euphorbia globosa Milchsaft, so erhält man fast nur stabförmige Stärkekörner, ältere enthalten meist nur knochenförmige, was mit der Ansicht stimmt, dass die knochenförmigen Körner aus stabförmigen hervorgehen.

Das Gleiche zeigte sich bei der Untersuchung von Euphorbia Myrsinites. Aeltere Sprosse dieser Pflanze wurden an der Spitze, in der Mitte und an der Basis angeschnitten. Der aus den verschieden alten Teilen ausfliessende Milchsaft wurde in verschiedenen Schälchen aufgefangen, zuerst mehrmals mit Aether, dann mit Wasser, hierauf mit Alkohol und zuletzt nochmals mit Wasser ausgewaschen, so dass die Stärke ziemlich rein zurückblieb. Die jungen Stärkekörner sind stabförmig, allermeist unregelmässig korridiert wie Fig. 16 *a*, *b*, *c*, häufig schon mit einer wahrscheinlich von starker Fermentwirkung und Quellung herrührenden schwach lichtbrechenden Linie in der Achse versehen.

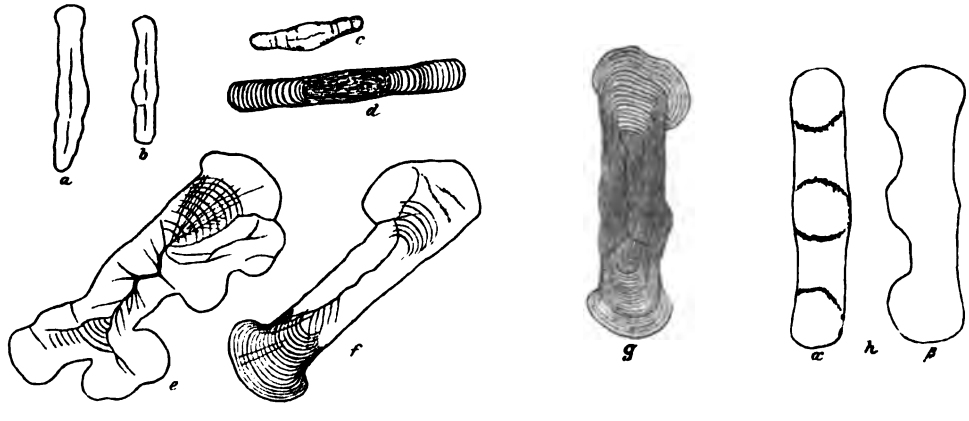


Fig. 16. Euphorbia Myrsinites LIN. *a* bis *d* Stärkekörner aus dem jüngsten Teil der Milchröhren. *e* bis *g* Stärkekörner aus dem älteren Teil der Milchröhren. *h* Stärkekorn aus dem älteren Teil der Milchröhren, von der Seite und von der Fläche gesehen. Vergrösserung: 1:600.

Gelingt es, ein wenig korrodiertes Korn zu finden, so erkennt man, dass dasselbe regelmässig stabförmig und gleichsam zweiseitig exzentrisch geschichtet ist, wie es in Fig. 16 *d*, dargestellt wurde. Ein derartig geschichtetes Stärke-

Digitized by Google

korn muss leicht unregelmässig querstreifig korrodiert werden, da die Schichten alle seitlich leicht geöffnet werden müssen, wenn eine theilweise Lösung des Kornes erfolgt, und dann je nach ihrer Dichte verschieden schnell in Lösung gehen. Da die jüngeren Schichten, welche direkt nach Aufhören des Wachstums der Milchröhren angelegt werden, meist die dichtesten sein werden, so ist es wahrscheinlich, dass sie der Lösung meist besser widerstehen als die der Mitte des stabförmigen Kornes näher liegenden und so zur Entstehung der dickeren Enden die Veranlassung werden, ähnlich wie wir es bei Oxalis Ortgiesi (Fig. K, Taf. 9) kennen lernen werden.

Die Stärkekörner älterer Internodien der Sprosse sind ungefähr gestaltet wie Fig. 16 *e*, *f*, *g*, *h*, d. h. sie sind knochenförmig, dabei etwas flachgedrückt, wie es *h* α und β darstellen. In *e* und *f* sind die Schichten genau nach der Natur gezeichnet. In *g* ist der mittlere Teil nur als schattiert aufzufassen; die zartesten Schichten dieses Teiles waren nicht genau erkennbar. Die Abflachung der Stärkekörner wird vielleicht durch den Druck des Cytoplasmas bewirkt; ich habe darüber keine Beobachtung machen können.

Die Untersuchung der Chromatophoren, welche ich an sorgfältig gehärtetem Material vornahm, das mit Fuchsin in der früher beschriebenen Weise gefärbt war, zeigte mir, dass das Cytoplasma der Milchröhren einen relativ dünnen Wandbeleg bildet, in welchem die Stärkekörner, mit einer flachen Seite der Zellwandseite aufliegend, mit ihrer Achse der Längsachse der Milchröhren gleichgerichtet, eingebettet sind, den Wandbeleg ausbauchend. Die Substanz des Chromatophors umhüllt die Stärkekörner ringsherum, ist aber an den beiden Enden stark angehäuft.

β) *Exzentrische Stärkekörner.*

5) Monarch solitär exzentrisch stabförmig. Schichten auf der einen Seite am mächtigsten, auf der diametral gegenüberliegenden am dünnsten. Körner im Querschnitt kreisrund, an beiden Enden ziemlich gleich breit und gleich dick (NÄGELI III, S. 448, Typ. 9).

6) Monarch solitär exzentrisch kegelförmig. Schichten auf der einen Seite am mächtigsten, auf der diametral gegenüberliegenden am dünnsten. Körner konisch, im Querdurchschnitte kreisrund. Kern dem dünneren Ende genähert (NÄGELI III, S. 429, Typ. 6).

7) Monarch solitär exzentrisch verkehrt-kegelförmig. Wie 6, nur der Kern am dickeren Ende (N. III, S. 431, Typ. 7).

Die Stärkekörner vom Typus 5, 6 und 7 haben es gemeinsam, dass sie im Querschnitt kreisrund sind. Der kreisrunde Querschnitt ist in erster Linie abhängig davon, dass die Chromatophoren in reichlichem Cytoplasma eingebettet liegen; tritt Druck des Cytoplasmas ein, so platten sich auch die Formen ab, welche in der Jugend einen völlig kreisförmigen Querschnitt besassen. So geschieht es z. B. bei Adoxa moschatellina und bei Solanum tuberosum. Ferner ist es für die Erhaltung des kreisrunden Querschnittes von Vorteil, wenn die Chromatophoren ein kräftiges Abrundungsbestreben zeigen, wie wir es z. B. bei Dieffenbachia und Iris germanica finden.

Die Stabform (Typus 5) wie wir sie bei vielen Stärkekörnern von Dieffenbachia und bei manchen von Iris germanica, wohl auch bei Pellionia Daveauana

Digitized by Google

finden, kommt nicht immer durch die gleichen Ursachen zustande. Bei Dieffenbachia (Taf. 2, H) entstehen schön stabförmige monotone Stärkekörner, indem die zähflüssigen, relativ grosses Abrundungsbestreben besitzenden Chloroplasten der Achse in einem reichlichen, wenig zähflüssigen Cytoplasma mit den Stärkekörnern gleichzeitig heranwachsen und durch die Stärkekörner von vorneherein gleichmässig einseitig gedehnt werden. Die Zartheit der gedehnten Partie des Chloroplasten bedingt eine starke exzentrische Schichtung. Erst wenn die Chromatophoren ausgewachsen sind und kräftiges polytones Wachstum der Stärkekörner Platz greift, wird das Chromatophor mehr ausgebreitet, so dass die Stärkekörner an der Basis etwas breiter werden.

Bei Iris germanica sind die meisten der monoton gewachsenen Stärkekörner auch stabförmig, doch mit früher Neigung zum Typus 7 (verkehrt-kegelförmig). Das Verhalten von Cytoplasma, Leukoplast und Stärkekorn ist ganz ähnlich wie bei Dieffenbachia (siehe ARTHUR MEYER, 1881, S. 859). Man sieht die Chromatophoren, welche während ihrer ganzen Lebenszeit Kügelchen (siehe ARTHUR MEYER, VII, S. 35, und SCHIMPER, 1885, III, S. 187) enthalten, schon äusserst früh durch das wachsende Stärkekorn einseitig gedehnt werden, so dass die Hauptmasse des Chromatophors (halbkugelförmig bis fast kugelförmig) der Basis des Stärkekornes ansitzt. Dann wachsen Stärkekorn und Chromatophor gleichmässig heran. Die Exzentricität der Schichtung bleibt dabei relativ gering, was wohl damit zusammenhängen möchte, dass die zahlreichen „Kügelchen", die nach SCHIMPER mit den sogenannten „Oeltröpfchen" der Laubblätter identisch sein sollen, und deren chemische Natur noch unbekannt ist, das Volumen der Anschwellung stark vermehren, selbst aber bei Stärkeerzeugung und Stärkezufuhr hindernd wirken. Eine schwache basale Zuspitzung der monotonen Stärkekörner, welche deren Form dem Typus 7 zuführt, kommt anscheinend in späteren Stadien des Stärkekornwachstums schon leicht dadurch zustande, dass der Leukoplast sein Wachstum einstellt und dabei stets abgerundet bleibt oder sich noch mehr abrundet.

Stärkekörner vom Typus 6, mit dem Kern am dünnen Ende, finden sich bei der Kartoffel sowohl in der Knolle als auch im Fruchtfleisch, ebenso bei Adoxa (Fig. 34) in den Speichersprossen. Sie kommen zustande, wenn das Chromatophor der Pflanze, bei sonst gleichen Verhältnissen, ein etwas grösseres Ausbreitungsbestreben besitzt. Rein tritt die Form meist nur hervor, wenn die monotonen Stärkekörner halb ausgewachsen sind. Später kommt einmal leicht eine Abflachung und dann eine Zuspitzung an der Basis hinzu (Fig. 35 für Adoxa), so dass unter Umständen ein Korn vom Typus 6 (mit geschlossenen Schichten) in ein solches vom Typus 7 (mit an der Basis offenen Schichten) übergehen kann; vorzüglich schön sieht man das letztere in den Früchten der Kartoffel.

Stärkekörner vom Typus 7 finden sich also, aus den angegebenen Gründen, meist als Begleiter der Stärkekörner vom Typus 5 und 6.

8) Monarch solitär exzentrisch flachgedrückt.

Wir haben schon früher zwei Momente kennen gelernt, welche zur Ausgestaltung flachgedrückter zentrischer und exzentrischer Stärkekörner führen können. Einmal tritt bei sehr grossen Stärkekörnern Abflachung infolge des Druckes des Cytoplasmas auf die Chromatophoren leicht ein (Adoxa, Solanum

Digitized by Google

tuberosum), und ferner ist es nicht selten, dass infolge des Zusammenheranwachsens mehrerer Stärkekörner in einem Chromatophor abgeflachte Jugendformen der Stärkekörner entstehen, welche die Form des Chromatophors beeinflussen, nachdem die Bruderkörner gelöst sind, und so den Kern für ein solitäres Korn bilden, welches dann die abgeflachte Form beibehält (Hordeum, Vicia Faba). Eine dritte Ursache für die Entstehung flachgedrückter Stärkekörner wollen wir bei Vorführung eines Beispieles für den Typus 8 kennen lernen.

Die Stärkekörner vom Typus 8 sind gebaut wie die vom Typus 6 und 7, nur sind sie zugleich flachgedrückt (NÄGELI III, S. 440, Typ. 8); sie kommen in ausgeprägter Weise vor in den Rhizomen von Zingiber officinale, Curcuma Zedoaria (SCHIMPER, 1885, S. 72), Maranta ferner in den Knollen von Phajus grandifolius und verdanken in allen diesen Fällen ihr Flachgedrücktsein derselben Ursache.

In jungen Chromatophoren des Canna-Rhizomes, welche dicht unterhalb des Vegetationspunktes im Gewebe liegen, bilden sich bald und allermeist zweierlei Krystalloide aus (ich fand sie schön entwickelt im August), einmal tafelförmige, oktaëdrische oder würfelförmige, ferner nadelförmige. Die erstere Art der Krystalloide hat SCHIMPER schon 1880 (I, S. 891) erkannt; die zweite Art hat SCHIMPER 1885 (III, S. 71) aufgefunden. Die nadelförmigen Krystalloide scheinen in älteren Chromatophoren nur äusserst selten aufzutreten. Ich habe die Krystalloide mit Säurefuchsinfärbung deutlicher zu machen versucht, aber sie in älteren Chromatophoren auch so nur äusserst selten aufgefunden. Auch SCHIMPER hat (1885, S. 72) dieselbe Erfahrung gemacht. Beide Krystalloide haben auf die Ausformung des Chromatophoren einen ganz verschiedenen Einfluss. Das nadelförmige Krystalloid bewirkt eine Längsstreckung, das würfelförmige eine Anschwellung des stärkefreien Chromatophors. Wenn in einem solchen jugendlichen, gestreckten Chromatophor ein Stärkekorn entsteht, so erhält es eine flache Gestalt (Fig. 17). Das einmal flach geformte Stärkekorn konserviert dann die Gestalt des Leukoplasten, nach Lösung des Krystalloides, noch lange Zeit. Das würfelförmige Krystalloid bildet, wie wir sahen, nicht selten den Grund für eine kräftige Anhäufung der Leukoplastensubstanz, und so kommt es, dass dann nach dem Krystalloid zu, eine stärkere Exzentricität der Schichtung auftritt, wie sie in Fig. 18 und 19 dargestellt ist. Alte Stärkekörner von Canna spitzen sich gewöhnlich an der Basis zu (Fig. 20).

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

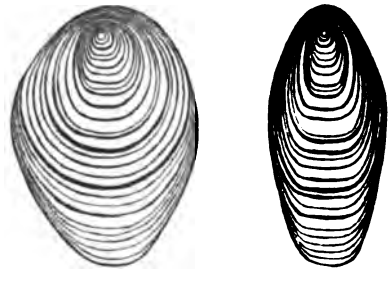


Fig. 17. Junges Stärkekorn von Canna iridiflora mit Chromatophor und nadelförmigem Krystalloid, von 2 Seiten. Beobachtet in 2-proz. Salpeterlösung.
Fig. 18. *a* und *b* jüngere Stärkekörner mit würfelförmigen Krystalloid, im Chromatophor.
Fig. 19. Aelteres Stärkekorn im Chromatophor, mit würfelförmigem Krystalloid.
Fig. 20. Alte Stärkeköner von Canna iridiflora.

Digitized by Google

Ein sehr schönes Beispiel für die Einwirkung stabförmiger Krystalloide auf die Form der Stärkekörner bietet auch Phajus grandifolius, in dessen Chromatophoren die gestreckten Krystalloide meist die ganze Lebenszeit hindurch erhalten bleiben. Ich verweise auf SCHIMPERS (PRINGSH. Jahrb., 16. Bd., S. 68) und meine Angaben über diesen Gegenstand.

b) Adelphische Stärkekörner.

α) *Oligoadelphische Stärkekörner.*

Wachsen mehrere Stärkekörner zugleich in einem Chromatophor, so verhalten sie sich so, wie sich Sphärokrystalle verhalten müssen, welche in einem Tropfen unerschöpflicher Mutterlauge gleichzeitig heranwachsen. Es wird das bei Betrachtung einzelner in den Monographien genauer beschriebener Beispiele hervorgehen.

Für diese Entwickelungsgeschichten ist im allgemeinen zu bemerken, dass sich solche Körner selten in grösserer Anzahl in successiven Internodien oder Blattanlagen auffinden lassen, so dass die Zusammenstellung von Entwickelungsreihen ganz gleichwertiger Körner weniger sicher durchzuführen ist als bei monotonen solitären monarchen Stärkekörnern.

Für Pellionia ist auf Tafel 4 in den Figuren V, W, X, Y und Z eine Entwickelungsreihe zusammengestellt. Man sieht, dass die beiden Stärkekörner nur im allerjüngsten Zustande kugelig sind; sie sind es hier selbstverständlich um so mehr, je grösser der Chloroplast bei der Anlage der ersten Stärkekörner war. Ist der Chloroplast noch sehr klein, wenn die Stärkekörner zu wachsen beginnen, so dass die Stärkekörner mit dem Chloroplasten heranwachsen, denselben jedoch sofort im Wachstum überholend, so können sie sich sehr bald an der Innenseite im Wachstum hindern und sich so beide abflachen. Wie Fig. g zeigt, dehnen sie das Chlorophyllkorn zweiseitig zu einer Blase aus, während die übrige Masse des Chromatophors seitlich (Fig. Y) und vorzüglich unten (Fig. X) liegen bleibt, so dass die Stärkekörner zwischen sich stets eine ziemlich dicke Schicht der granaenthaltenden Masse führen. Die Schichten werden so innen und unten (Fig. Z) immer am dicksten und bei rein monotonen Körnern stets geschlossen, da die Krystallisationssubstanz zwischen den Körnern in grösster Menge geliefert wird. Dass Abplattung eintreten muss, ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass bei zwei in einem Chromatophor nebeneinander wachsenden kugelförmigen Stärkekörnern die Chromatophorenschicht dort am dünnsten ist, wo sich die zwei Kugeln mit ihrer Oberfläche am nächsten liegen. Die ganze Art des Wachstums dieser diadelphischen Stärkekörner steht in Uebereinstimmung mit dem Wachstume der monarchen solitären Stärkekörner von Pellionia, da ja auch deren Wachstumsweise von der relativen Konsistenz des Chromatophors wesentlich abhängig erschien.

Entsprechend dem geringeren exzentrischen Wachstume der solitären Stärkekörner von Cyrtodeira findet man dort auch die diadelphischen Körner (Fig. D', Tafel 5) weniger exzentrisch gebaut. Die zwischen den Stärkekörnern liegen bleibende Chromatophorenschicht ist hier schon nicht viel dicker als die äussere Hüllschicht.

Digitized by Google

Eigentümlich müssen die Verhältnisse der Oberflächenspannung und der Konsistenz der Leukoplasten und des Cytoplasmabeleges der Hyacinthenzellen sein, da diadelphische Stärkekörner, welche sich in den Hyacinthenzwiebeln finden, häufig in ihrem Baue völlig den Sphärokrystallen gleichen. Wie bei dem diarchen Sphärokrystalle des Amylodextrins, welchen ich in Fig. a, Taf. 8, abgebildet habe, sind auch bei diesen Stärkekörnern (Taf. 7, Fig. A) die Schichten an der Berührungsstelle scheinbar ganz offen. Vielleicht sind aber doch die inneren Schichten nicht völlig offen, sondern nur durch äusserst feine Lamellen verbunden, die durch die Spaltschatten verdeckt werden; aussen wird dagegen das Offensein der Schichten vollkommen sein, da dort wahrscheinlich die Chromatophorensubstanz völlig durch die wachsenden Trichite hervorgeschoben oder herausgepresst worden ist. Die Leukoplasten der Hyacinthen sind so klein und werden durch die Stärkekörner zu einer so äusserst feinen Haut ausgedehnt, dass man sie nicht sehen kann, solange sie so grosse Stärkekörner umhüllen. Nach der Form der solitären Stärkekörner zu urteilen, sind die Leukoplasten wenig zähflüssig.

Besonders aufmerksam zu machen ist schon hier auf die meist vollkommene Gleichsinnigkeit der Schichten bei den adelpischen Stärkekörnern, die selbstverständlich nur dann ohne weiteres hervortritt, wenn die adelphischen Stärkekörner zu gleicher Zeit entstanden, was durchaus nicht immer der Fall zu sein braucht. Diadelphische Stärkekörner, welche gleichzeitig ihr Wachstum begannen, verhalten sich also bezüglich der gleichsinnigen Schichtung ganz gleich wie der in Fig. a, Taf. 8, dargestellte Sphärokrystall. Schön tritt diese Thatsache bei Vergleichung der Schichten von Fig. B, Taf. 7, für zwei gleich grosse Stärkekörner und in Fig. D', Taf. 5, für zwei ungleich grosse Stärkekörner hervor. In dem letzteren Falle ist das kleinere Stärkekorn wohl etwas später entstanden als das grosse, aber vor dem Auftreten der ersten äussersten, direkt sichtbaren, hier deutlich gezeichneten Schicht. In beiden Körnern sind die Schichten von der innersten Schicht an deshalb auch verschieden gestaltet, jedoch völlig gleichsinnig, d. h. von gleicher Zahl, gleicher Ausbildung und gleicher Folge.

β) Polyadelphische Stärkekörner.

Die polyadelphischen Stärkekörner eines Chromatophors, die sich prinzipiell nicht von den diadelphischen unterscheiden, sind meist annähernd gleich gestaltet und annähernd gleich gross, doch verhält sich der Durchmesser eines kleinsten Kornes zu dem eines grössten immerhin häufig wie 1 : 4. Der Kubikinhalt der mit polyadelphischen Stärkekörnern gefüllten Chromatophoren beträgt ungefähr im Maximum 129500 μ^3, der längste Durchmesser, den NÄGELI mass, betrug 106 μ. Die Zahl der in einem Chromatophor wachsenden Stärkekörner liegt zwischen 10 und 30000 (NÄGELI III, S. 5).

Die Form der polyadelphischen Stärkekörnchen ist allermeist vieleckig oder rundlich, bei zentrischem Bau. Selten haben diese Körner andere Form. NÄGELI bildet z. B. flach gedrückte für Arenaria und graminifolia und Drymaria cordata ab (III, S. 10).

Polyadelphische Stärkekörner finden sich in Rhizomen und Wurzeln relativ selten; es kommen jedoch im Wurzelstocke von Arundo Dona und von Epimedium alpinum 200 bis 500 adelphische Stärkekörner vor (NÄGELI III, S. 5);

Digitized by Google

ebenso finden sich bei einigen Orchideen, z. B. Vanilla planifolia und Haemaria discolor, polyadelphische Stärkekörner in den Chloroplasten der Achsen.

Am häufigsten kommen polyadelphische Stärkekörner in dem Nährgewebe der Samen vor; die Chromatophoren des Nährgewebes von Mesembryanthemum beherbergen z. B. über 5000, von Saponaria 6000, von Hedychium 8000, von Phytolacca 9000, von Atriplex 15000, von Spinacia 30000 Stärkekörnchen (NÄGELI III, S. 5).

Als Beispiel für die Entwickelungsgeschichte der polyadelphischen Stärkekörner möge uns die Entwickelungsgeschichte der Stärkekörnchen der Chromatophoren des Endosperms von Oryza sativa dienen.

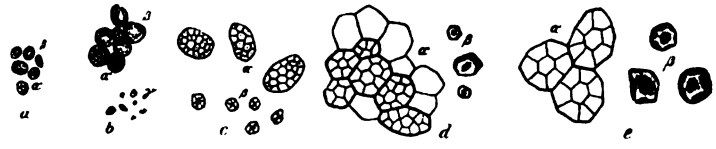


Fig. 21. Oryza sativa. *a* Chromatophoren aus jungen Samen, α in Zerfall begriffen, β intakt. *b*, α u. β in Zerfall begriffene und intakte Chromatophoren aus etwas älteren Samen; *b*, γ dazu gehörige Stärkekörner; *c*, α u. β isolierte Chromatophoren und Stärkekörner aus noch etwas älteren Samen; *d*, α Chromatophoren aus mittelreifen Samen; *d*, β zugehörige Stärkekörner; *e*, α Chromatophoren aus reifen Samen; *e*, β Stärkekörner aus reifen Samen. Vergrösserung für *a*, α u. β; *b*, α u. β; *c*, α; *d*, α; *e*, α 1 : 400. Vergrösserung für *b*, γ; *c*, β; *d*, β; *e*, β 1 : 600.

In sehr jungen Früchten von Oryza sieht man den Zellkern in der Mitte der Zelle, in reichlichem Cytoplasma liegen, umgeben von kleinen, sehr schwer erkennbaren Leukoplasten. In einzelnen der letzteren entstehen bald gleichzeitig mehrere Stärkekörnchen.

Die Zahl der Stärkekörnchen vermehrt sich in jedem Leukoplasten, scheint aber zu wechseln, bis die Zellteilungen vorüber sind, weil anscheinend dazu die Chromatophorenstärke noch zeitweilig stark in Anspruch genommen wird. Die Stärkekörnchen erscheinen sofort, sobald ihre Gestalt überhaupt erkennbar ist, also schon im Zustande der Fig. 21 *a*, eckig, dabei entschieden korrodiert. Die Chromatophoren sind anfangs rundlich, solange sie sich gegenseitig nicht drücken (Fig. 21 *b*, *β*), und nehmen wohl noch eine ganze Zeit lang an Substanz zu. Wenn die stärkeführenden Chromatophoren etwa die Hälfte ihres Durchmessers erreicht haben, platten sie sich aneinander ab, da sie das Cytoplasma dann schon ziemlich dicht erfüllen, wie es in *d α* dargestellt ist. Die Stärkekörnchen behalten auch ferner ihre eckige Gestalt bei, nehmen aber mehr und mehr regelmässige Form an, da sie sich im Wachstum gleichmässig hemmen. Da die Stärkekörnchen anfangs unregelmässig eckig und stark korrodiert sind, so lassen sich deutliche Schichtungen im erwachsenen Korne nicht erwarten, thatsächlich auch nicht auffinden. Nur ist stets ein schwächer lichtbrechender Kern im fertigen Korne zu sehen, welcher den stark korrodierten Anfangsstadien des Kornes entspricht.

GRIS beschreibt und zeichnet die Entwickelungsgeschichte der polyadelphischen Stärkekörner des Endosperms von Avena sativa anscheinend im grossen und ganzen richtig (I, S. 116).

Digitized by Google

B. Komplexe (di- bis polyarche) Stärkekörner.

Der Nachweis, dass komplexe Körner, wie solche z. B. in Fig. b, c, d, Taf. 4, für Pellionia dargestellt sind, aus adelphischen hervorgehen, ist in exakter Weise nicht ganz leicht zu führen. Mit Sicherheit lässt sich, bei Berücksichtigung der Biologie der betreffenden Pflanzenteile, stets nachweisen, dass alle die Pflanzenteile, in denen komplexe Stärkekörner vorkommen, auch zu Zeiten adelphische entwickeln, welche den zentralen Schichten der komplexen Körner völlig entsprechen. Ferner lassen sich dann auch Uebergänge zwischen den adelphischen und ähnlichen komplexen in allen Fällen auffinden.

Beweisend für den Zusammenhang zwischen adelphischen und komplexen Stärkekörnern ist ferner die Thatsache, dass in den Pflanzenteilen, welche relativ wenig und unregelmässig adelphische Stärkekörner erzeugen, auch relativ selten und unregelmässig die komplexen Stärkekörner in den Zellen vorkommen. So verhält es sich z. B. bei Pellionia, ferner bei den sich eben entwickelnden Speicherschuppen von Adoxa. Dagegen sehen wir bei der Wiederfüllung der völlig ausgesogenen Speicherschuppen von Adoxa zuerst zahlreiche adelphische Stärkekörner auftreten (Fig. 62) und finden dann später (Fig. 63 bis 67) fast nur komplexe Stärkekörner, deren Schichten den adelphischen Stärkekörnern gleichen, welche in je einem Chromatophor heranwuchsen, in allen Stadien der Ausbildung. Reich an adelphischen und komplexen Stärkekörnern sind auch die Speicherbasen von Hyacinthus.

Nach Untersuchung einer grösseren Zahl derartiger Beispiele und nach genauer und biologisch zweckmässiger Vergleichung der Gruppen der adelphischen Körner, welche in den Chromatophoren wachsen, und der Schichtung der komplexen Stärkekörner der gleichen Pflanzenteile wird dem Beobachter die absolute Gewissheit, dass die komplexen Stärkekörner aus den adelphischen entstehen.

In welcher Weise dieser Entwickelungsprozess verläuft, lässt sich leicht an der Hand unserer Abbildungen der diadelphischen und diarchen Stärkekörner von Pellionia darlegen.

Nachdem die beiden diadelphischen Stärkekörner (Z; *a*, Taf. 4) bis zu einer gewissen Grösse im Chloroplasten herangewachsen sind, ist die Chloroplastensubstanz völlig zwischen den Berührungsflächen der beiden Stärkekörner herausgedrängt oder von der übrigen Masse des Chromatophors durch die wachsenden Trichite abgeschnitten worden, so dass keine Auflagerung von Stärkesubstanzen auf die ebenen Berührungsflächen mehr stattfindet. Dieser Zustand kann früher oder später eintreten und ist wohl hauptsächlich auch von der Schnelligkeit abhängig, mit welcher das Wachstum der Stärkekörner dem Wachstum der Chloroplasten vorauseilt. Ist die Chromatophorenmasse zwischen den ebenen Flächen unwirksam geworden oder entfernt, so wachsen die beiden Stärkekörner jetzt gemeinsam, genau so zu einem diarchen Korn heran, wie wir es für zwei Sphärokrystalle, die in einer normalen Mutterlauge wachsen, kennen lernten, welche schliesslich von einheitlichen Schichten umgeben wurden. Zuerst stossen die senkrecht zur Schichtenfläche stehenden Trichite noch schräg aufeinander, so dass eine Berührungslinie verbleibt, wie sie in Fig. d, Taf. 4, dargestellt ist. Vielleicht liegen auch zwischen diesen Berührungsflächen noch

Digitized by Google

Spuren abgetrennter, unwirksamer Chromatophorensubstanz. Schliesslich stellen sich an der Berührungsfläche die Trichite parallel, die Trennungslinie verschwindet mehr und mehr, und beide Individuen werden nun von kontinuierlichen Schichten umgeben, deren Form selbstverständlich abhängig ist von den Eigenschaften des Chromatophors. Wie schnell und ob überhaupt die Umlagerung zweier oder vieler adelphischer Körner durch homogene gemeinsame Schichten stattfindet, hängt von der spezifischen Eigenschaft der Chromatophoren ab und kann anscheinend hier und da unterstützt werden durch das Eintreten kräftiger Lösungsperioden, während welcher die Chromatophoren relativ leichtflüssig werden. Nie sah ich komplexe Stärkekörner bei Dieffenbachia, deren Chloroplasten relativ zähflüssig sind, entstehen, obgleich diadelphische Stärkekörner (Fig. S, Taf. 2) dort nicht selten sind. Sehr früh treten die Umschliessungen der adelphischen Stärkekörner in den Leukoplasten der Hyacinthe ein, sehr früh in den alten, später in den jugendlichen Leukoplasten von Adoxa. In einzelnen alten Leukoplasten von Adoxa entstehen, wie das überhaupt bei alten Leukoplasten häufig ist, sehr zahlreiche adelphische Stärkekörner und dementsprechend finden wir dort häufig sehr eigentümliche polyarche Stärkekörner (Fig. 60 und 61 α); Aehnliches finden wir auch in alten Leukoplasten von Hyacinthus.

P. Die Entstehung der Risse, Spalten und Kanäle in den Stärkekörnern der lebenden Zelle.

In der ersten Anlage zeigt die Substanz aller monarchen Stärkekörner keine Unterbrechung. Bei den di- bis polyarchen Stärkekörnern liegen die Berührungsflächen der ursprünglich adelphischen Körner entweder von vornherein nicht völlig dicht aufeinander oder sie berühren sich so dicht, dass diese Berührungsfläche auffallender hervortritt als eine gewöhnliche Schicht. Das erstere ist z. B. meist der Fall bei den diarchen Stärkekörnern von Pellionia, welche sich eben aus 2 diadelphischen gebildet haben (Fig. e, Taf. 4), das letztere häufig bei diarchen Stärkekörnern junger Hyacinthenspeicherbasen.

Früher oder später können nun aber sowohl in den Stärkekörnern niemals austrocknender Zellen, als auch in den austrocknenden lebenden Zellen der Samen Risse auftreten. Der Anschauung gemäss, dass die Stärkekörner Sphärokrystalle sind, muss man einmal erwarten, dass auch diese Risse der Hauptsache nach den Linien leichtester Trennbarkeit folgen werden, und dass man bei monarchen Körnern folgende Arten von Diskontinuitäten auffinden werde, denen wir sogleich einen bestimmten Namen geben wollen.

1) Risse, welche mehr oder weniger breit flächenförmig sind, also gleichsam viele Linien leichtester Trennbarkeit in sich aufnehmen und, vom organischen Zentrum ausgehend, nach der Peripherie hinstrahlen. Da viele monotone Stärkekörner innen lockerer gebaut sind als aussen, so sind gerade Risse am häufigsten zu erwarten, da diese bei relativ lockerem Bau des Zentrums, sowohl bei erhöhter Flüssigkeitsaufnahme als bei Flüssigkeitsabgabe, im Stärkekorn entstehen können.

Digitized by Google

2) Spalten, welche von der Peripherie nach dem organischen Zentrum zu aufreissen und schmäler oder breiter flächenförmig sind.

3) Kanäle, welche je mit einer Linie leichtester Trennbarkeit zusammenfallen, porenförmig sind und entweder Risskanäle oder Spaltkanäle genannt werden dürften, je nachdem sie vom Zentrum oder der Peripherie ausgehen.

Bei di- bis polyarchen Stärkekörnern wird man ferner ein weiteres Auseinanderrücken oder eine vollständige Trennung der sich berührenden ebenen Flächen der adelphischen Körner erwarten können, wodurch dann 4) die deutlich sichtbaren „Berührungsspalten" entstehen würden, von denen vorauszusehen wäre, dass sie sich häufig in noch bemerkbarer Weise durch die ersten aufgelagerten Schichten fortsetzen würden.

In der That lassen sich nur diese und alle diese vorausgesehenen Fälle in den Stärkekörnern der lebenden Pflanzenzelle nachweisen.

Betrachten wir zuerst die Stärkekörner der nicht austrocknenden lebenden Pflanzenteile, so finden wir dort in den Stärkekörnern der lebenden Zellen sehr häufig Risse und Berührungsspalten, keine anderen Diskontinuitäten. Dabei bemerke ich von vornherein, dass die Risse und Berührungsspalten beobachtet werden können, solange das Stärkekorn noch in den intakten Chromatophoren der völlig intakten, lebenden Zelle liegen; beide Diskontinuitäten entstehen in der normal lebenden Zelle.

Schon NÄGELI hat derartige Risse und Berührungsspalten beobachtet, jedoch keinen Unterschied zwischen solchen, welche durch Fermentwirkung stark verändert waren, und den primär entstandenen gemacht. Es geht das besonders aus den Figuren 5 und 14 h und i seiner Tafel 25 sowie aus Fig. 31—35, Taf. 19, hervor (Iris und Colchicum), auf welche NÄGELI verweist. So sagt NÄGELI (III, S. 218): „Es giebt Körner, welche schon im frischen Zustande Risse im Innern besitzen; Risse, welche früher nicht vorhanden waren, und welche während des Wachstums entstanden sind. Man beobachtet sie zuweilen in einfachen Körnern; z. B. in den Knollen von Coelogyne fimbriata, im Wurzelstock von Iris, Canna, in der Zwiebel von Hyacinthus, im Marke von Cereus, im Milchsaft von Euphorbia, im Eiweiss von Zea, Panicum, Sorghum, Polygonum.

S. 84 sagt er: „Es kommen nämlich, wie ich später zeigen werde, zuweilen im frischen Gewebe Stärkekörner vor, welche den ersten Stadien, die durch Quellungsmittel hervorgebracht werden, sehr ähnlich sehen." Und S. 108: „Auch in der lebenden Pflanze trifft man zuweilen Körner an, welche Erscheinungen geringen Aufquellens und darauf folgender Auflösung im Innern zeigen." S. 109: „In einer Hyacinthenzwiebel, welche im Oktober ausgegraben worden war, zeigten fast alle Körner Risse im Innern. Es war zweifelhaft, ob dieselben durch den Wachstumsprozess oder durch Austrocknen entstanden waren, da die Zwiebel im Winter vorher trocken gelegen hatte." „Quellungserscheinungen waren hierbei keine wahrzunehmen."

Bezüglich der Berührungsspalten sagt NÄGELI besonders S. 218: „In den halbzusammengesetzten Körnern kommen zwischen den eingeschlossenen Teilkörnern als eine regelmässige Erscheinung Spalten vor (z. B. Fig. 12, Taf. 11;

Digitized by Google

Fig. 9, 10, 16 auf Taf. 16; Fig. 4 auf Taf. 19); dieselben waren früher nicht vorhanden." Die Abbildungen beziehen sich auf Kartoffelstärke.

KRABBE (I) hat später die primären Risse und Berührungsspalten in den Stärkekörnern völlig übersehen und noch nicht einmal die von NÄGELI gemachten Erfahrungen berücksichtigt.

Für das Studium der „Risse" ist vorzüglich Cyrtodeira ein schönes Objekt.

In thatsächlich jungen (nicht alten und kleinen), relativ monotonen, monarchen Stärkekörnern der Achse dieser Pflanze findet man häufig kein auffallend schwächer lichtbrechendes Zentrum und keine Risse (Taf. 5, Fig. B β). So sehen z. B. Stärkekörner aus, welche man in den jungen wurzelfreien Internodien normal erwachsener Stecklinge findet, die im August untersucht wurden.

In diesen jüngeren Internodien können die Stärkekörner manchmal so gross werden, wie es die Fig. C β darstellt, ohne dass ihr Zentrum eine Veränderung zeigt. Treten aber in den Zellen, in welchen die Stärkekörner liegen, energische Veränderungen dadurch ein, dass in ihrer Nähe Korkbildung stattfindet, ein Zweig entsteht oder eine Wurzel, so sieht man sehr oft, aber nicht immer in den meisten Körnern das Zentrum schwächer lichtbrechend werden oder sogar mehr oder weniger zahlreiche Risse in demselben entstehen.

Ist das Zentrum eines Kornes nicht kugelförmig, sondern länglich zugespitzt, ähnlich, aber stärker ausgeprägt, wie es Fig. B α, Taf. 5, zeigt, so liegt der erste Riss nicht selten in der Längsachse eines solchen Einschlusses; sind die inneren Schichten kugelförmig, so stellen sich meist sofort mehrere Risse ein (D β, C β, D α). Sieht man genauer zu, so findet man, dass sehr häufig die Zahl der Risse nur scheinbar relativ gross ist, dass bei Körnern, welche zahlreiche stärker und schwächer hervortretende Risse zu besitzen scheinen, doch nur wenige sich kreuzende Flächenrisse vorhanden sind. Man orientiert sich über das, was die Bilder zusammensetzt, am besten, wenn man zuerst ein Korn mit nur einem das Zentrum durchsetzenden Flächenrisse ins Auge fasst. Dieser Riss erscheint dann, von der Kante gesehen, als schwarzer Strich; es lässt sich aber leicht nachweisen, dass er ein ebener oder gebogener Flächenspalt ist, welcher das Zentrum durchsetzt und im Zentrum am weitesten klafft; betrachtet man dessen Fläche genau, so sieht man, dass sie radial gestreift ist, wie das in Fig. M, Taf. 7, und in der Fig. 28 dargestellt ist. Diese radiale Streifung rührt von radial gestellten Leisten her, welche sich nach aussen zu verbreitern, von Unebenheiten der Bruchfläche, welche durch die radialfaserige Struktur der Stärkekörner bedingt sind. Diese Leisten erscheinen als helle Streifen, wenn man die Bruchfläche quer unter das Mikroskop legt, und täuschen leicht zahlreiche zarte Risse vor. In Fig. L, Taf. 7, rühren die zarten Linien α von den besprochenen Leisten her, während β Risse sind, welche auf der Kante stehen.

Betrachtet man die Risse bei solcher Einstellung von der Kante, so erscheinen sie dunkel, fast schwarz. Legt man Schnitte, welche rissige Körner enthalten, in wasserfreies Glycerin, so schliessen sich die meisten Risse, so dass sie kaum mehr sichtbar sind, weil sich die ganze Kornsubstanz kontrahiert. Nach längerem Liegen in Glycerin werden die Risse wieder deutlicher, erscheinen aber schwarz statt grau bei hoher Einstellung.

Das sehr dunkle Aussehen mancher Risse, bei bestimmter Lage und Ein-

Digitized by Google

stellung derselben, könnte leicht zu der Meinung führen, die Risse enthielten Luft. Schon NÄGELI hat sich gegen diese Anschauung gewandt. Er sagt III, S. 65 und 66: „Die Höhlungen und Risse der früher ausgetrockneten Stärkekörner, die man in Wasser untersucht, enthalten überhaupt nie gasförmige Substanz, sondern immer Wasser. Die irrtümliche gegenteilige Ansicht rührt daher, dass man geneigt ist, einen dunklen oder schwarz begrenzten Raum unter dem Mikroskope als mit Gas gefüllt zu betrachten." NÄGELI setzte ferner Stärkekörner, welche im Wasser lagen, zwischen zwei Gläsern einem geringen Drucke aus, so dass Spalten in ihnen entstanden, welche natürlich Wasser aufnahmen. Von diesen Spalten sagt NÄGELI (S. 54): „Sind die Flächen stark zersplittert, so kann selbst die ganze Spalte dunkel bis schwarz aussehen, als ob sie mit Luft gefüllt wäre." Auch die Risse in den Körnern von Cyrtodeira sind mit Wasser gefüllt. Die dunkle Färbung der Risse kommt dadurch zustande, dass die von unten in das Objekt eintretenden Lichtstrahlen beim Durchtritt durch die mit Wasser gefüllte, mit gestreiften Wänden versehene Spalte grösstenteils so abgelenkt werden, dass sie nicht in das Auge gelangen. Ersetzt man das Wasser durch Glycerin, so gelangen mehr der Lichtstrahlen, welche die Spaltfläche trafen, in das Auge. Bringt man die Masse der Stärkekörner zur Kontraktion, so können sich die Risse völlig schliessen, weil sie eben nur Wasser, keine Luft enthalten.

Ganz ähnliche Risse wie bei Cyrtodeira beobachtete ich auch bei Pellionia, vorzüglich da, wo Wurzeln durch die Achse hindurchgetreten waren (Taf. 4, U). Auch bei Hyacinthus kommen Risse in den Stärkekörnern vor, wie ich solche z. B. in Fig. B, Taf. 7, abgebildet habe.

Die Frage, welche Ursachen die Rissbildung in den Stärkekörnern bewirken, die innerhalb der Chromatophoren der lebenden Zelle liegen, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Sogar NÄGELI hatte sich über die Entstehung der Risse keine feste Meinung gebildet. III, S. 109 sagt NÄGELI: „Die Ursache dieser Quellungs- und Auflösungserscheinungen in der lebenden Pflanze muss noch als zweifelhaft erscheinen. Wir haben gesehen, dass dieselben durch alkalische und saure Lösungen bei gewöhnlicher und durch Wasser bei erhöhter Temperatur hervorgerufen werden. Aus den folgenden Beobachtungen wird sich ergeben, dass Proteïnverbindungen die Stärkekörner von aussen her angreifen. In der Pflanze finden wir nie weder die chemische Beschaffenheit der Säfte, noch einen hinreichenden Temperaturgrad, um Quellung zu veranlassen. Es ist nun aber sicher, dass, wenn Wasser zwischen 55 und 65° die Körner ausdehnt und auflöst, saure oder alkalische Lösungen, die bei gewöhnlicher Temperatur noch keine Veränderungen hervorbringen, doch eine geringere Wärme erfordern als blosses Wasser, um die gleiche Wirkung zu zeigen. Es wäre nun vielleicht denkbar, dass ausnahmsweise in der Pflanze die Flüssigkeiten (saure oder alkalische) eine solche Konzentration erreichten, um bei den höchsten Temperaturgraden Quellungserscheinungen hervorzurufen. Es wäre vielleicht auch möglich, dass Proteïnverbindungen in alkalischer Lösung mit eindringen und die Auflösung befördern würden. Indes darf, wie ich glaube, noch auf einen anderen Umstand hingewiesen werden. Ich habe in dem ersten Hefte dieser pflanzenphysiologischen Untersuchungen gezeigt, dass Membranen im lebenden und im toten Zustande sich

Digitized by Google

ungleich verhalten, dass sie in manchen Pflanzen beim Absterben bis auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Dicke aufquellen, und dass dieses Aufquellen schon erfolgt, wenn durch Zuckerlösung der Primordialschlauch sich von der Membran lostrennt. Es wäre nun möglich, und es ist mir sogar sehr wahrscheinlich, dass Stärkekörner ebenfalls wie die Membran einen lebenden und toten Zustand besitzen, d. h., dass sie in der Pflanze eigentümliche Anordnung der kleinsten Teilchen und eigentümliche Spannungsverhältnisse zwischen denselben besitzen, wodurch sie z. B. zu den Wachstumserscheinungen befähigt werden. Nehmen wir an, dass einzelne Stärkekörner durch irgend welche Umstände der Herrschaft des Lebens entzogen würden, so müssten dieselben den Quellungs- und Auflösungsmitteln innerhalb der Pflanzen auch leichter erliegen als die lebenden Körner." S. 218 hat NÄGELI seine Ansicht geändert; er sagt: „Diese Risse und Spalten können nicht durch Aufnahme oder Abnahme von Wasser erklärt werden; denn die nämlichen Körner erhalten keine Risse, wenn sie in reines Wasser, noch wenn sie in konzentrierte Zuckerlösung, also in ein Maximum und Minimum der Verdünnung, wie sie die Zellflüssigkeit nicht erreicht, gebracht werden. Ebensowenig kann die saure oder alkalische Zellflüssigkeit die Risse erzeugt haben; denn angesäuertes Wasser und verdünnte Kalilösung, deren Konzentrationsgrade die der Zellflüssigkeit weit übersteigen, bringen an den frischen Stärkekörnern noch keine Veränderungen hervor. Die Auflagerung von Schichten kann natürlich keinen Einfluss ausüben. — Die Risse können nur durch ungleiche Ausdehnung der Substanz entstanden sein. Es müssen also Wachstumsprozesse im Innern vor sich gehen."

Wenn man Schnitte von Cyrtodeira, in welchen monarche, rissfreie Stärkekörner liegen, in 1- bis 2-proz. Kalilauge legt, so treten in den Stärkekörnern zuerst schwache Quellungserscheinungen auf, ohne dass die Struktur der Stärkekörner wesentlich verändert erscheint. Diese schwache, innere Lösungsquellung bewirkt zuerst eine Abnahme des Lichtbrechungsvermögens des Zentrums, wie wir es in der Zelle auch eintreten sahen, dann ein Auftreten von Rissen, welche denen völlig gleichen, welche die Stärkekörner der lebenden Zelle erhielten. Eine äusserst schwache Lösungsquellung ist also in der That imstande, die Risse hervorzurufen. Selbstverständlich würde aber auch eine kräftige Porenquellung zur Erzeugung der Risse führen können; denn wir konnten ja durch Einlegen von mit Glycerin durchtränkten Stärkekörnern in Wasser sofort Rissbildung hervorbringen. Ob Porenquellung oder schwache Lösungsquellung in der Zelle vorliegt, lässt sich nicht entscheiden, doch ist es mir wahrscheinlich, dass es sich um Porenquellung handelt, da es nicht gelingt, weitergehende Stadien von Lösungsquellung in den Zellen aufzufinden, was doch wohl zu erwarten wäre, wenn überhaupt Lösungsquellung in den Zellen statthaben könnte.

Auffällig sind die schon angedeuteten Beziehungen zwischen denjenigen Faktoren, welche einen plötzlichen Verbrauch an Stärke bewirken, und der Rissbildung. Man könnte daran denken, dass die Diastase neben oder vor der Spaltung der Stärkesubstanzen zugleich eine schwache innere Lösungsquellung bewirke. Dafür würde sprechen, dass Speichel und Diastase in intakten lebendfeuchten Stärkekörnern von Hordeum Risse erzeugen. Es ist aber immerhin möglich, dass das Ferment nur indirekt Rissbildung bewirkt, indem es zur An-

Digitized by Google

häufung grösserer Mengen von Maltose in den Poren führt, welche wasseranziehend und so unter Umständen sprengend wirkt.

Die Berührungsspalten lassen sich sehr gut an den Stärkekörnern der Hyacinthe studieren. Untersucht man die Speicherschuppen im Mai des 2. Jahres ihrer Existenz, so findet man die ursprünglich adelphischen Stärkekörnchen schon von gemeinsamen Schichten umhüllt (Fig. f, Taf. 6). Die sich aneinander abflachenden adelphischen Körner berühren sich oft so dicht, dass die Berührungsspalte nur wie eine zarte Schichtung aussieht, oft ist die Spalte jedoch schon deutlicher. Werden solche komplexe Stärkekörner ein oder mehrere Jahre älter, so tritt meist der Spalt weiter auseinander und erscheint dann wie ein schwarzer Strich, der später häufig auch in die umschliessenden Schichten eindringt (Taf. 7, Fig. B; Taf. 6, Fig. r). Im übrigen vergleiche man die Monographie der Hyacinthenstärke.

Bei Stärkekörnern anderer Pflanzen treten die Berührungsspalten gleich von vornherein schärfer hervor, z. B. bei Adoxa in den Stärkekörnern der jungen Speichersprosse (Fig. 44), ebenso bei Pellionia (Fig. d, Taf. 4).

Die Entstehungsgeschichte der Berührungsspalten ist bei der Besprechung der Entwickelungsgeschichte der komplexen Stärkekörner schon grösstenteils erledigt worden. Sie kommen dadurch zustande, dass zwei oder mehrere adelphische Stärkekörner, ähnlich wie Sphärokrystalle, bis zur Berührung in geraden Flächen heranwachsen. Die Chromatophorensubstanz, welche zwischen den geraden Flächen lag, wird ganz oder teilweise herausgedrängt; je vollkommener es geschieht und je mehr sich die Enden der Trichite der Berührungsflächen zweier adelphischer Körner nähern, je enger wird die Berührungsspalte. Nach der Entfernung oder Abschneidung der Chromatophorensubstanz hört das Wachstum an den Berührungsflächen auf, die äusseren Schichten der adelphischen Stärkekörner wachsen allein heran, so dass die adelphischen Körner von gemeinsamen Schichten umgeben werden, welche über der Spalte noch nicht völlig homogen sind, indem dort die Trichite noch schräg gegeneinander stossen. Die Spalte schliesst sich eigentlich erst ganz vollständig, wenn die Trichite der Schichten alle auch über der Berührungsspalte annähernd parallel stehen. Liegt eine relativ kleine Spalte dann in einem grossen Korne, ist sie also von zahlreicheren geschlossenen Schichten umgeben, so muss eine Erweiterung der Spalte sofort eintreten, sobald Poren- oder Lösungsquellung in den sie umgebenden Schichten stattfindet. Bringt man komplexe Stärkekörner, deren Berührungsspalte sehr undeutlich ist, in 1-proz. Kalilauge, so tritt sie sofort stärker hervor. Im übrigen gilt über die Gründe der Quellung der Körner in den Zellen das bei Gelegenheit der Besprechung der Risse Auseinandergesetzte. Ob die Diastase eine Erweiterung der Berührungsspalten, vor der Durchbrechung der Peripherie der Körner, in der Zelle bewirkt oder nicht, habe ich nicht entscheiden können. Bei der Betrachtung mancher Berührungsspalten von Cyrtodeira, wie eine solche, die sich auch in Glycerin nicht schloss, z. B. in Fig. L, Taf. 7, dargestellt wurde, ist mir die Annahme wahrscheinlich geworden, dass auch die Fermentwirkung an der sekundären Erweiterung der noch rings geschlossenen Berührungsspalten mithelfen könne. Bezüglich der Spalten und Kanäle verweise ich auf die Monographie der Stärkekörner von Hordeum.

Die Spalten traten erst beim Austrocknen des Endospermes in den Stärke-

Digitized by Google

körnern auf, die Kanäle der Stärkekörner von Hordeum werden erst durch Fermentwirkung sichtbar; es ist aber höchst wahrscheinlich, dass sie schon vor dem Sichtbarwerden vorhanden sind und durch etwas stärkeres Auseinanderweichen der Trichitenbüschel infolge eines Kontraktionsvorganges entstanden.

Q. Wird die Lösung der Stärkekörner in dem Chromatophor überall durch ein Ferment bewirkt, welches der in dem Endosperm der keimenden Gerste vorhandenen Diastase gleich oder sehr ähnlich ist?

Dass die Chromatophoren bei der Lösung der Stärkekörner in der Pflanze mitwirken, haben wir in Kapitel L erfahren.

In weiterer Verfolgung dieser Thatsache können wir, auf Grundlage unserer Kenntnis des Lösungsvorganges der Stärke in dem keimenden Gerstensamen, zweckmässigerweise folgende Fragen stellen und zu beantworten suchen:

1) Entwickelt sich (wie ich es schon 1881 — V, S. 863 — als wahrscheinlich annahm) innerhalb des Chromatophors ein der Diastase gleiches Ferment, welches die Lösung der Stärkekörner bewirkt, oder

2) bildet das Chromatophor einen anderen Stoff, welcher die Stärke anzugreifen vermag, oder

3) ist die diastasefreie Gesamtsubstanz des Chromatophors selbst das Lösungsmittel der Stärke?

Wenn es auch keinen exakten Beweis dafür giebt, so scheint es doch, dass sich die Sache so verhält, wie die erste Frage sie formuliert; keine der anderen beiden naheliegenden Möglichkeiten findet in den Erfahrungen eine Stütze.

Die verschiedenartigsten Versuche, die zur Entscheidung der Frage, ob Diastase die Lösung aller Stärkekörner in der Pflanze bewirke, angestellt wurden, gaben Resultate, welche mit der Annahme stimmen, dass in dem Chromatophor Diastase erzeugt wird und dort zur Lösung der Stärkekörner Verwendung findet.

Es wird zweckmässig sein, wenn wir die bisher angestellten, in der Litteratur mitgeteilten Versuche kritisch besprechen.

Die erste Arbeit, welche wir berücksichtigen müssen, ist die aus dem Jahre 1878 stammende von Baranetzky (I). Dieser Forscher untersuchte eine grössere Anzahl von Pflanzen auf diastase-ähnliche Fermente. Er benutzte 1-proz. Stärkekleister, versetzte 3—4 ccm des Kleisters mit $^1/_2$ ccm oder 1 ccm der zu prüfendend Lösung und liess bei gewöhnlicher Temperatur in einem mit Staniol bedeckten Reagensglase stehen. Die Verflüssigung des Kleisters galt ihm als Erkennungszeichen der Wirkung, und er schätzte die Energie der Diastasewirkung nach der Zeit, welche zur Verflüssigung des Kleisters nötig war. Es scheint so, als habe Baranetzky, wenn er es nicht anders bemerkt, das mit Alkohol dargestellte Ferment, nicht den mit Wasser hergestellten rohen Auszug der Pflanzenteile geprüft.

Baranetzky untersuchte nach der beschriebenen Methode die folgenden Pflanzenteile und fand, dass die mit Alkohol dargestellten, in Wasser gelösten

Digitized by Google

Fermente derselben den Kleister in der angegebenen Minutenzahl verflüssigten. Dazu bemerkt BARANETZKY, dass der rohe wässrige Auszug der Pflanzenteile gewöhnlich noch energischer gewirkt habe als die entsprechende Fermentlösung.

I. Stärkehaltige Samen.

1)	Phaseolus multiflorus, gekeimt,	wenige	Minuten.
2)	„ „ ungekeimt,	30	„
3)	Vicia faba, gekeimt,	30	„
4)	Pisum sativum, ungekeimt,	1200	„
5)	„ „ gekeimt,	30	„
6)	Polygonum Fagopyrum, gekeimt,	wenige	„
7)	Mirabilis Jalapa, ungekeimt,	1200	„
8)	„ „ gekeimt,	1200	„
9)	Aesculus Hippocastanum, ungekeimt,	1440	„
10)	„ „ gekeimt,	1440	„
11)	Quercus pedunculata	keine	Wirkung.

II. Stärkehaltige Knollen.

12)	Kartoffelknollen, treibend,	1440	Minuten.
13)	Gesneria barbata, treibend,	1440	„
14)	Dioscorea Batatas, treibend (April),	30	„
15)	Iris germanica, treibend (April),	30	„

III. Stengel und Blätter.

16)	Phaseolus multiflorus, St. u. Bl.	180	„
17)	Pisum sativum, St. u. Bl.	1200	„
18)	Vicia Faba, etiolierte St.	1200	„
19)	Daucus Carota, Blattrosette	30	„
20)	Brassica Rapa, grüne Triebe	90	„
21)	„ „ etiolierte St.	1440	„
22)	„ „ „ Bl.	1200	„
23)	Eryobotrya japonica, Bl.	1200	„
24)	Acanthus cordifolia, Bl.	1200	„
25)	Echium giganteum, Bl.	1440	„
26)	Tradescantia zebrina, Bl.	1440	„
27)	Veltheimia viridiflora, Bl.	2880	„
28)	Melianthus major, Bl.	keine	Wirkung.

IV. Reservestoffbehälter, welche stärkefrei sind.

29)	Daucus Carota	30	Minuten.
30)	Brassica Rapa, treibend,	15—20	„

BARANETZKY hat ferner bezüglich der Frage nach der Uebereinstimmung seiner Fermente mit der Diastase folgende Thatsachen gefunden:

Die durch Alkohol gefällten Fermente erzeugen wie die Diastase reduzierende Substanz. Die Fermente wirken in der Weise auf Stärkekleister (S. 35), dass beim Verschwinden der Jodfärbung die invertierte Stärkelösung so stark reduziert, wie wenn sie 60—75 Proz. Maltose enthielte. Die reduzierende Stoffe bildende Kraft der Fermente wird durch Erhitzen vermindert. Die Reduktions-

Digitized by Google

fähigkeit der mit Ferment versetzten Stärkelösung nimmt noch zu, wenn die Jodfärbung aufhört.

Die Methode BARANETZKYS giebt überall da keine sicheren Resultate, wo das Ferment länger als 3 Stunden mit dem Kleister in Berührung bleiben muss, da BARANETZKY seine Lösungen nicht bakterienfrei hielt. Dass bei längerer Dauer der Versuche recht kräftig diastatisch wirkende Bakterien auf traten, geht mit Sicherheit aus der Angabe hervor, dass seine „Fermente" intakte Kartoffelstärke in einer Weise anzugreifen vermochten, welche durch Fig. 2 in BARANETZKYS Tafel erläutert wird. Die Versuche von kurzer Dauer sind aber immerhin als sicher anzuerkennen, und da, wo grosse Differenzen in der Wirkung der Fermente auftreten, ist man berechtigt, auch auf dieses Verhältnis Schlüsse zu bauen.

So kann man schon aus diesen Versuchen folgende Sätze ableiten:

1) In Samen mit stärkehaltigen Keimblättern (Phaseolus, Vicia und Pisum) wächst bei der Keimung die Menge des Fermentes.

2) In einigen stärkereichen Reservestoffbehältern (Dioscorea Batatas, Iris germanica), deren Knospen austreiben, ist die Fermentmenge eine grosse.

3) Einige stärkearme, reservestoffspeichernde Wurzeln (Daucus, Brassica Rapa) enthalten reichlich Ferment.

4) In einigen Laubblättern finden sich kräftig wirkende diastatische Fermente (Daucus, Phaseolus).

Die negativen Resultate und solche, welche zu ihrem Hervortreten viele Stunden brauchten, sind infolge der möglicherweise vorhanden gewesenen negativen und positiven Bakterienwirkung nicht als massgebend zu betrachten.

5) Die Fermente der untersuchten Organe zeigen, soweit die spärlichen Versuche reichen, keinen Unterschied in ihrer Wirkung auf Stärke von der Wirkung der Diastase.

Zu Satz 1 finden sich bei BARANETZKY drei Ausnahmen, von denen dieser Forscher sich schon eine (Quercus) durch den Gerbstoffgehalt der Samen erklärt, welcher die Fermentwirkung hemmt; für Aesculus wird diese Erklärung auch zutreffen. Für den Fall vom Mirabilis Jalapa ist ohne weiteres keine Erklärung zu finden, da die Samen dieser Pflanze keine Gerbsäure enthalten. Wir werden später diesen Fall besonders untersuchen.

Sehr bemerkenswert ist die Notiz von BRASSE (I), in welcher derselbe auch die Anwendung des Chloroforms gegen die Entwickelung der Bakterien empfiehlt. BRASSE untersuchte Blätter der Kartoffel, Dahlia, Topinamburpflanze, des Maises, der Zuckerrübe, des Tabaks, des Ricinus und fand in allen Diastase. Die Blätter wurden zur Gewinnung des Fermentes zerstossen, 24 Stunden mit kaltem Wasser behandelt, dann gepresst. Aus dem Presssafte wurde das Ferment durch Alkohol gefällt und in Wasser gelöst. 10 ccm der Diastaselösung (entsprechend 10 g Blattsubstanz), 20 ccm Wasser und 60 ccm 1-proz. Stärkekleister wurden in einen Glaskolben gegeben, 10 Tropfen Chloroform wurden hinzugefügt; der Kolben wurde mit einem Stöpsel verschlossen und in einem Wasserbade auf 63° erhitzt. Zugleich wurde ein Kolben mit 10 ccm Diastase miterwärmt. Die Diastasewirkung der Blätter wurde durch Zuckerbestimmung in beiden Flüssigkeiten gemessen. Angaben über den quantitativen Ausfall der Versuche finden sich in der Notiz nicht.

Digitized by Google

Ich selbst habe im Jahre 1884 in Strassburg eine Reihe von orientierenden Versuchen über die Fermentwirkung frischer Presssäfte angestellt, die Resultate aber nicht veröffentlicht, weil ich dieselben quantitativ genauer mittels der KJEDAHL'schen Methode zu wiederholen beabsichtigte. Ich benutzte einen Kleister von 5 g Stärke + 100 g Wasser. 5 ccm Kleister wurden mit 1 ccm eines durch sorgfältiges Zerreiben und kräftiges Pressen erzeugten Presssaftes der Pflanzenteile versetzt und bei 50° C, nach Zusatz von etwas Thymol oder Chloroform aufeinander einwirken gelassen. Gleiche Versuche mit gekochtem Presssaft wurden stets nebenher angestellt, um dessen Unwirksamkeit festzustellen. Ich erhielt folgende Resultate, für die ich als Massstab noch angeben will, dass $^1/_3$ Gerstenmalzkorn den Kleister unter den gleichen Bedingungen in 80 Minuten verflüssigt.

Stärkearme Reservestoffbehälter,
welche zeitweise völlig stärkefrei sind.

Rudbeckia digitata, Rhizom, welches inulinreich und sehr stärkearm ist (April), verflüssigte den Kleister	in	80	Min.
Helianthus tuberosus, inulinreich, sehr stärkearm (26. April),	„	90	„
Cirsium bulbosum (26. April),	„	37	„
Gentiana lutea, stärkefreie Wurzel (28. April), an Gentianose reich,	„	60	„
Gentiana cruciata, stärkefreie Wurzel (April), Gentianose führend,	„	25	„
Melandrium album, Lactosin führende Wurzel (1. Mai),	„	60	„
Beta trigyna (5. Mai),	„	67	„
Beta vulgaris (5. Mai), Rohrzucker führend,	„	60	„

Laubblätter.

Rudbeckia digitata, 2 Tage im Zimmer gelegen (April),	„	113	„
Helianthus tuberosus, wenig Stärke im Schwammparenchym (23. April, kalter Tag, bewölkter Himmel),	„	80	„
Cirsium bulbosum, 2 Tage dunkel gelegen (26. April),	„	60	„
Gentiana cruciata, Blätter etwas welk (28. April),	„	25	„
Allium Cepa, stets stärkefreie Blätter (1. Mai),	„	158	„
Orchis purpurea (1. Mai),	„	60	„
Lappa tomentosa (1. Mai),	„	40	„

Wir finden also den Satz 3, den wir nach BARANETZKYS Versuchen aufstellten, bestätigt und können zu Daucus und Brassica Rapa jetzt hinzufügen Rudbeckia, Helianthus, Cirsium, Gentiana, Melandrium, Beta. Alle diese stärkearmen Rhizome sind relativ reich an Ferment.

Satz 4 können wir in Satz 4a umwandeln und sagen: In den Blättern von Daucus, Phaseolus, Rudbeckia, Helianthus, Cirsium, Gentiana, Orchis, Lappa, Dahlia, Beta, Nicotiana, Zea, Ricinus, Solanum lässt sich Ferment nachweisen.

1885 hat SCHIMPER (VI, S. 742) nach BARANETZKYS Methode Blätter von Impatiens untersucht. Da Bakterien nicht ausgeschlossen wurden, so sind die Resultate zweifelhaft; denn SCHIMPER erhielt erst nach 24 Stunden Verflüssigung des Kleisters. Das Gleiche gilt von den folgenden Versuchen, die ich jedoch auch mitteile, weil sie mit späteren Versuchsresultaten gut stimmen und deshalb wohl zufällig bakterienfrei geblieben sind.

Digitized by Google

I. 1 g frische Blattsubstanz wurde mit 5 ccm Wasser zerrieben; von der durch wiederholtes Filtrieren möglichst geklärten Lösung wurden $2^1/_2$ ccm mit $3^1/_2$ ccm 1-proz. Kartoffelkleister vermischt.

II. 2 g frischer Blattsubstanz wurden mit 7 ccm Wasser zerrieben; 1 ccm des Extraktes wurde mit 4 ccm 1-proz. Kartoffelstärkekleister vermischt.

Nach 24-stündiger Einwirkung des Extraktes auf den Kleister fand sich folgendes, wobei die Striche andeuten, dass die betreffenden Pflanzen in der Versuchsreihe keine Verwendung fanden.

	I.	II.
Hydrocharis	zum Teil gelöst	wenig gelöst
Tropaeolum	ganz gelöst	ganz gelöst
Impatiens	ganz gelöst	zum Teil gelöst
Euphorbia Peplus	—	ganz gelöst
Euphorbia verrucosa	ganz gelöst	—
Euphorbia Lathyris	ganz gelöst	—
Euphorbia helioscopica	—	kaum gelöst
Iris	ganz gelöst	ganz gelöst
Platanthera	ganz gelöst	zum grossen Teil gelöst
Allium	wenig gelöst	kaum gelöst.

Eine lange Arbeit hat JULIUS WORTMANN 1890 (I) über die in Rede stehende Materie geliefert. Leider ist von den Thatsachen dieser Arbeit nur wenig zu verwenden, da die Methoden, welche WORTMANN benutzt, zu fehlerhaft sind.

WORTMANN behandelt die fein zerriebenen Pflanzenteile mit ungefähr dem gleichen Volumen Wasser (S. 4), gewöhnlich bis 3 Stunden, schleimige Objekte eventuell bis 24 Stunden. Wie schon BROWN (V, S. 634) hervorhebt, ist diese Methode nicht geeignet die Diastase so vollkommen auszuziehen, dass kleinere Mengen derselben, welche in den Pflanzenteilen enthalten sind, erkannt werden können. Die Auszüge verwendet WORTMANN allermeist direkt zur Prüfung. Das Extrakt versetzt er entweder mit ungefähr dem halben oder gleichen Volumen einer 20-proz. Lösung von amylosehaltigem Amylodextrin (über dessen Zusammensetzung, Drehung etc. er nichts angiebt) oder mit einer ähnlichen Menge 5-proz. Weizenstärkekleisters. Nach einiger Zeit prüft er die Gemische mit Jodlösung. Da bekanntermassen (siehe z. B. Bot. Zeitung 1886, S. 428) die Pflanzensäfte jodabsorbierend wirken, so muss er so lange Jodlösung zusetzen, bis ein Ueberschuss derselben vorhanden ist; dann tritt entweder Blau- oder Rotfärbung oder die Jodfärbung ein. Die Fermentwirkung schätzt WORTMANN nach der Zeit, in welcher die Rotfärbung oder Entfärbung des Gemisches eintritt. Die Kleistermethode WORTMANNS ist, da Stärkekleister bei längerem Stehen für Ferment sehr schwer angreifbar wird, zur Nachweisung schwacher Fermentwirkung völlig unbrauchbar. Die Amylodextrinmethode ist auch nicht besonders zweckmässig, da die Jodfärbung des Amylodextrins bei dem hohen Gehalte an Jodwasserstoff, welcher in die Säfte durch das absorbierte Jod hineingelangt, und der störenden Wirkung mancher Stoffe der Pflanzensäfte nur recht unsicher zu beobachten ist. WORTMANN braucht zur Erreichung einer sichtbaren Reaktion längere Zeit als BARANETZKY, es geht das selbst aus den Versuchen mit den kräftigsten Fermentlösungen hervor. So z. B. braucht BARA-

Digitized by Google

NETZKY zur Beendigung seines Experimentes mit gefällter Diastase keimender Phaseolus-Samen wenige Minuten, WORTMANN 2 Stunden. Bei schwächerer Fermentwirkung, welche eine Versuchsdauer von einigen Stunden oder eine längere Versuchsdauer erfordert, ist auch bei WORTMANNS Versuchen nie zu entscheiden, ob eine eingetretene Umwandlung der Stärke die Folge der Entwickelung eines stärkelösenden Bacteriums war oder durch ein Enzym veranlasst worden war; ebensowenig ist sicher zu entscheiden, ob das Ausbleiben einer Fermentwirkung durch das Fehlen eines Enzyms bedingt war, oder ob Bakterien die Fermentwirkung durch Säurebildung etc. oder Aufzehren des Fermentes gestört haben. WORTMANN selbst macht auf S. 388 seiner Arbeit auf die Gefahr, welche die Bakterienbildung in der Lösung in sich schliesst, aufmerksam, vermeidet sie aber nicht. Von den Resultaten WORTMANNS sind also auch nur diejenigen brauchbar, welche von Versuchen stammen, die nur einige Stunden bis zu ihrer Beendigung dauerten.

Nach dem Gesagten erscheint es wohl leicht verständlich, dass WORTMANN in den von ihm hergestellten wässerigen Auszügen zahlreicher Laubblätter kein Ferment finden konnte; da die völlige Unrichtigkeit der Resultate, welche WORTMANN mit den Laubblättern erhalten hat, ausserdem von BROWN und MORRIS sicher nachgewiesen ist, so brauchte ich auf die Schlüsse, welche WORTMANN aus denselben zieht, nicht weiter einzugehen, wenn nicht einzelne, nicht direkt mit der Fermentuntersuchung zusammenhängende Schlüsse von WORTMANN gezogen würden, die der Widerlegung wert sind.

WORTMANN fand in den Blättern keine oder wenig Diastase und schloss daraus, dass deshalb die Auflösung der Stärke in den Blättern von dem Protoplasma direkt besorgt werden müsse. Da in den Blättern Diastase aber vorkommt, wie alle anderen Autoren zeigen, ist dieser Schluss völlig unzulässig.

Gegen die Beteiligung der Diastase und für die direkte Wirkung des Protoplasmas spricht nach WORTMANN (S. 645) ferner die Thatsache, dass, wie schon bekannt war (SACHS IV, S. 11—14), die Lösung der Stärke in den Zellen der Blätter unterbleibt, wenn man die Ableitung der Lösungsprodukte durch Abschneiden der Blätter von der Pflanze unmöglich macht; WORTMANN meint, „das könne nicht der Fall sein, wenn die Auflösung der Stärke in den Blättern durch ein Enzym erfolge, weil dann die Auflösung ganz unabhängig von der Fortleitung der Lösungsprodukte geschehen würde." Dieser Schluss WORTMANNS ist nicht im geringsten zwingend. Selbst wenn die Diastase im Reagensglas wirkt, ist eine sehr starke Anhäufung der Lösungsprodukte, eine Sättigung der Flüssigkeit mit den Lösungsprodukten, wahrscheinlich nicht ohne verzögernde Wirkung auf den Lösungsprozess, und es handelt sich, wie BROWN und MORRIS (V, S. 654) nachwiesen, bei den WORTMANN'schen Versuchen gar nicht um ein Aufhören, sondern nur um eine Verlangsamung der Stärkelösung. Aber die lebende Zelle des Blattes ist kein Reagensglas, und es ist sehr wahrscheinlich, dass eine Anhäufung von Lösungsprodukten der Stärke in den Chromatophoren oder in dem Protoplasten im allgemeinen, als Reizmittel, irgend eine die Diastasewirkung schwächende Ursache auslöst. Welches diese Ursache der Schwächung des Stärkelösungsprozesses ist, ist noch nicht festgestellt. Für das Schildchen der Gräser haben BROWN und MORRIS (IV) gezeigt, dass dasselbe sofort

Digitized by Google

aufhört Diastase zu bilden, wenn man ihm Rohrzucker oder andere lösliche, assimilierbare Kohlehydrate zuführt. Bei den Laubblättern scheint die Ursache der Schwächung des Stärkelösungsprozesses nicht in einem Aufhören der Diastaseproduktion zu liegen, denn BROWN und MORRIS (V, S. 648) haben auch gezeigt, dass in abgeschnittenen Blättern von Tropaeolum die Menge der Diastase um das Doppelte zunimmt und die Lösung der Stärkekörner doch erst nach 18 Stunden und der Trockenzeit durchgeführt wird. Da im gleichen Laubblatte, welches sich an der Pflanze befindet, die Lösung der Stärke viel schneller zu gehen pflegt, so muss ein anderes Moment hemmend auf die Lösung der Stärkekörner einwirken. Dass in der lebenden Zelle, bei wahrscheinlich gleich bleibender Diastasemenge, die Beschränkung der Auswanderung bestimmter Stoffe hemmend auf die Stärkekornlösung wirken kann, dafür spricht auch der folgende Versuch von PFEFFER (I). Dem isolierten Endosperm von Zea Mais oder Hordeum vulgare wurde Gips derart angegossen, dass die erstarrte Masse an Stelle des Schildchens dem Endosperm angeschmiegt war. Dieses lag nunmehr dem Scheitel eines Gipssäulchens auf, welches mit der Basis entweder in einer relativ sehr grossen oder in einer minimalen Wassermenge stand. In dem Versuche mit viel Wasser schritt die Lösung der Stärke, von dem Gipsschildchen beginnend, in normaler Weise fort. Bei nur geringer Wassermenge kam es zu keiner Entleerung, und höchstens in dem dem Gipsschildchen nächsten Zellen machte sich eine gewisse Korrosion an einzelnen Stärkekörnern bemerklich. PFEFFER schliesst aus diesem Resultate: „Da alle übrigen Versuchsbedingungen dieselben waren, so geht aus diesen Erfahrungen mit aller Evidenz hervor, dass mit der Ansammlung einer gewissen Zuckermenge in dem Wasser der fernere Umsatz von Stärke in Glucose gehemmt wird. Wenn auch beim Eindringen des Aussenwassers eine erhebliche Menge von Kupfer reduzierender Substanz (wahrscheinlich Zucker) erhalten wurde, so ist doch noch nicht sicher, dass der Zucker gerade das Hemmende ist; es könnte auch ein anderer Stoff sein, welcher nicht auswandern kann. Sicher ist aber, dass bei gehinderter Auswanderung auch die Stärkelösung unterbleibt." Dass in diesem Endosperm Diastase die Stärke löst, nicht das „Protoplasma", nimmt WORTMANN selbst an.

Ebenso wenig beweisen die folgenden von WORTMANN in das Treffen geführten Thatsachen. WORTMANN sagt: „Die Wirksamkeit diastatischer Enzyme ist nicht an die Anwesenheit von Sauerstoff gebunden; auch bei Sauerstoff-Abwesenheit geht die enzymatische Lösung der Stärke vor sich. Aus Untersuchungen von PRINGSHEIM wissen wir, dass der Prozess der Kohlensäure-Assimilation bei Sauerstoffabwesenheit nicht stattfindet; die Thätigkeit der Chloroplasten ist also an Sauerstoffgegenwart gebunden *). Wenn man nun stärkehaltige Blätter in sauerstofffreie Luft bringt, so wird dadurch die Wirksamkeit der Chloroplasten, die ja auch im Dunkeln Stärke bilden können, unterdrückt, die Wirkung der eventuell vorhandenen Diastase aber nicht. Somit wird das Verhalten derartig behandelter Blätter auf das Vorkommen von Diastase schliessen lassen." WORTMANN zeigt nun, dass durch Assimilation mit Stärke gefüllte Blätter ihre Stärke im Dunkeln ebenso wenig auswandern lassen

*) Es ist nicht richtig, zu sagen die „Thätigkeit"; denn Kondensationsprozess und Assimilationsprozess sind 2 verschiedene Dinge.

Digitized by Google

wie abgeschnittene Blätter, wenn man die an der Pflanze befindlichen Blätter in Kohlensäure bringt (S. 647), doch ist es auch hier fraglich, ob ein Einstellen der Stärkelösung oder nur eine Verlangsamung der Lösung stattfindet. Aus diesem Versuche dürfen wir aber durchaus nicht auf das Fehlen der Diastase schliessen; er lehrt uns überhaupt gegenüber dem Abschneide-Versuche nichts Neues. WORTMANN selbst zeigt, dass schon der Abschluss des Sauerstoffes von den Blattstielen der an der Pflanze sitzenden Laubblätter die Ableitung der Stärke verlangsamt, so dass also auch hier die Störung der Diastasewirkung auf Kosten der Anhäufung von Lösungsprodukten der Stärke oder anderer Stoffen, infolge verhinderter Ableitung, gesetzt werden darf.

WORTMANNS Arbeit enthält also kein Argument für die Annahme, dass die Stärke in den Laubblättern durch andere Mittel gelöst werde als in anderen stärkehaltigen Organen der Pflanze.

Die Versuche, welche WORTMANN mit keimenden Samen anstellt, haben teilweise Resultate ergeben, welche für uns verwendbar sind; es zeigen dieselben nämlich zweifellos, dass die gekeimten Samen von Phaseolus multiflorus (S. 624), Weizen, Roggen, Mais mehr Diastase enthalten als ungekeimte. Es ist also hierdurch eine weitere Stütze des Satzes 1 erbracht. Wir können denselben jetzt so ergänzen, dass wir sagen: In stärkehaltigen Keimblättern und Endospermen wächst bei der Keimung die Menge des Fermentes.

VINES (I) hat eine kurze Angabe über die Gegenwart der Diastase in Grasblättern gemacht. 500 g Gras wurden mit 500 ccm Wasser zerrieben; die Masse wurde gepresst und der trübe Presssaft zur Herstellung der im folgenden angegebenen Mischungen benutzt. Die Mischungen standen von 4 Uhr 30 nachmittags bis 6 Uhr 45 morgens im Laboratorium; sie wurden dann aufgekocht und auf Zucker geprüft. Die Stärkelösung wurde aus 5 g Stärke + 100 g Wasser bereitet, kalt gestellt und absetzen gelassen, und nur die klare Lösung wurde abgegossen und verwendet.

1) 50 ccm	Extrakt	+ 50 ccm	Stärkelösung;	enthielt in 100 ccm	0,0793 g	als Dextrose berechneten Zuckers
2) 50 „ gekochter	„	+ 50 „	„	„ „ „ „	0,0450 „	
3) 50 „ ungekochter	„	+ 50 „	„ + Thymol;	„ „ „ „	0,074 „	
4) 50 „ „	„	+ 50 „	„ + 0,5 g Borsäure	„ „ „ „	0,069 „	
5) 50 „ „	„	+ 50 „	Wasser;	„ „ „ „	0,0444 „	
6)		50 „	„	„ „ „	keine Spur	

Dieser Versuch liefert also einen Beitrag zu dem Satze, dass die Laubblätter Diastase enthalten.

PRUNET (I) hat einige Versuche mit Kartoffelknollen angestellt, welche leider nicht einwandsfrei sind, da er die Bakterien nicht abhielt. Da seine Versuche nicht länger als 15 Stunden dauerten, und er immer zugleich einen Kontrollversuch in den schwächer wirkenden Knollenstücken vorlegt, so sind vielleicht doch die erhaltenen Resultate in der Hauptsache richtig, wenigstens wert, nachuntersucht zu werden.

PRUNET untersuchte vergleichungsweise die Spitze, Mitte und Basis der eben austreibenden Knollen der Kartoffelpflanzen, deren basale Knospen langsamer austreiben als die apikalen, auf Dextrin, Zucker und Diastase. Zur Bestimmung der Diastase benutzte er entweder die in Wasser gelöste Alkoholfällung

Digitized by Google

des Kartoffelsaftes (Extrakt) oder den Saft selbst. Er liess beide auf Stärkekleister (30 ccm Wasser + 0,025 g Stärke) wirken und prüfte mit Jodlösung.

3 Knollen, deren obere, vordere, Sprosse allein austreiben:

Spitze 20 ccm Extrakt + 30 ccm Kleister. Nach 15 St. farblos, 1,25 % Glycose.
Basis 20 „ „ + 40 „ „ „ 20 „ unveränd., Spuren Glycose.

4 gleiche Knollen:

Spitze 20 ccm Saft + 30 „ „ „ 10 „ farblos, 1,62 % Glycose.
Basis 20 „ „ + 30 „ „ „ 30 „ unveränd., Spuren Glycose, viele Bakterien.

Etwas weiter entwickelte Knollen, bei denen auch hintere Knospen ausgewachsen waren:

Spitze 20 ccm Extrakt + 30 ccm Kleister. Nach 12 St. farblos, 2,4 % Glycose.
Basis 20 „ „ + 30 „ „ „ 18 „ „ 1,7 % „
Spitze 20 „ Saft + 30 „ „ „ 9 „ „ 2,35 % „
Basis 20 „ „ + 30 „ „ „ 13 „ „ 1,49 % „

Ungekeimte Knollen gaben keine nachweisbare Diastasewirkung.

Man kann also dieser Untersuchung wohl wenigstens den Satz entnehmen:

7) Kartoffelknollen enthalten im ruhendem Zustande weniger Diastase als im austreibenden.

Auch durch eine Angabe von Detmer (I, S. 150) scheint dieser Satz bestätigt zu werden. Detmer sagt: „In ruhenden Kartoffelknollen ist, wie ich schon früher fand, Diastase nicht nachzuweisen, wenn man den Saft oder Extrakt mit wenig Stärkekleister versetzt und nach einigen Stunden, unter Beachtung der erforderlichen Vorsichtsmassregeln, mit Hilfe von Jodlösung auf Dextrinbildung prüft. Gekeimte Kartoffelknollen enthalten aber Diastase in geringer Menge. Der Fermentgehalt der Knollen von I, II und III war, soweit sich ermitteln liess, der nämliche; die Knollen von IV (Keimung im Lichte und feuchter Luft) enthielten aber unzweifelhaft mehr Ferment als die übrigen Untersuchungsobjekte."

Dietrich (I) hat verschiedene Malzarten bezüglich ihrer Wirkung auf Stärkekleister nach der Methode von Dunstan und Dimmock untersucht, welche nur wenig genaue, immerhin der Richtung nach wohl richtige Resultate giebt, und findet, dass, wenn die Wirkung von Gerstenmalz gleich 1 gesetzt wird, die anderen Malzarten die folgenden Wirkungswerte besitzen: Weizenmalz 1, Roggenmalz 0,85, Hafermalz 0,7, Maismalz 0,12, Wickenmalz 0,06, Linsenmalz, Erbsenmalz und Bohnenmalz 0,05.

Brown und Morris (V, 1893) untersuchten in vortrefflicher Weise die Laubblätter in Beziehung auf die Diastase. Ihre Resultate sind für unsere Frage von grosser Bedeutung und müssen genauer besprochen werden.

Die Autoren benutzten zum ersten Male die getrockneten und zerriebenen Blätter selbst als Ferment. Sie zeigen, dass das diastatische Vermögen eines filtrierten Auszuges der Helianthus-Blätter kaum $^1/_7$ der diastatischen Wirkung der getrockneten Helianthus-Blätter selbst besitzt und schieben die unrichtigen Resultate Wortmanns auf die Unvollkommenheit von dessen Extraktionsmethode.

Ihre Methode, die diastatische Wirkung der Blätter quantitativ zu untersuchen, ist die folgende.

Digitized by Google

Sie trocknen die Blätter bei 40°—50° C, dann pulverisieren sie dieselben fein und lassen dieses Pulver [im Anschluss an die Fermentbestimmung von KJELDAHL (I)] bei 30° 48 Stunden auf eine Lösung von 2-proz. löslicher Stärke (dargestellt nach LINTNER), unter Zusatz von 5 ccm Chloroform (zur Sterilhaltung, nach BRASSE) auf 1 l Flüssigkeit einwirken. Nach der angegebenen Zeit und nach dem Vertreiben des reduzierenden Chloroforms wurde das Kupferreduktionsvermögen der Lösung bestimmt und auf Maltose umgerechnet. Wenn im Verlaufe des Experimentes der aus dem Reduktionsvermögen herauszurechnende Dextrosegehalt des Gemisches über 25—30 Proz. des Gewichtes der angewandten löslichen Stärke betrug, so wurde ein anderes Experiment begonnen, mit einer geringeren Blattmenge, bis das Verhältnis zwischen Stärke und Diastase unter $^1/_4$ herabging.

Gleichzeitig wurde zur Kontrolle ein gleicher Versuch mit einem gleichen, aber vorher aufgekochten Gemische angestellt, und wurde als Mass der Fermentwirkung der Blätter die Differenz des Kupferreduktionsvermögens (eventuell des Maltosegehaltes) der ersten und zweiten Lösung betrachtet.

Die Autoren fanden mittels ihrer Methode zuerst, dass zahlreiche Blätter Diastase enthalten; keines der von ihnen untersuchten Blätter war diastasefrei.

Sie fanden, dass 10 g getrockneter Blätter in 48 Stunden bei 30° die folgenden Mengen Maltose (in Grammen ausgedrückt, berechnet aus dem Reduktionsvermögen; 6,59 g CuO = 4,9 Maltose) produziert hatten:

1)	Pisum sativum	240,30	
2)	Phaseolus multiflorus	110,49	
3)	Lathyrus odoratus	100,37	
4)	Lathyrus pratensis	34,79	
5)	Trifolium pratense	89,66	
6)	Trifolium ochroleucum	56,21	
7)	Vicia sativa	79,55	
8)	Vicia hirsuta	53,23	
9)	Lotus corniculatus	19,48	
10)	Lupinus (sp.)	3,51	
11)	Grass with clover	27,92	
12)	Tropaeolum majus	4,90	
13)	„ „	4,96	
14)	„ „	8,29	
15)	„ „	9,64	
16)	„ „	7,43	
17)	„ „	4,25	
18)	Tropaeolum majus	3,91	
19)	„ „	3,68	
20)	„ „	4,25	
21)	Helianthus annus	3,94	
22)	Helianthus tuberosus	3,78	
23)	Funkia sinensis	5,91	
24)	Allium Cepa	3,76	
25)	Hemerocallis fulva	2,07	
26)	Populus (sp.)	3,79	
27)	Syringa vulgaris	2,53	
28)	Cotyledon Umbilicus	4,61	
29)	Humulus Lupulus	2,01	
34)	Hymenophyllum demissum	4,20	
35)	Hydrocharis Morsus-sanae	0,26	

Unter gleichen Verhältnissen gaben 10 g Malz 634,6 g Maltose.

Wir können unsern Satz 4a danach in den 4b umwandeln: Alle Laubblätter, welche Stärke zu erzeugen vermögen, enthalten Diastase.

Um zu untersuchen, ob die Blattdiastase aus der Stärke dasselbe Produkt erzeuge wie die Malzdiastase, liessen sie 2,5 g trockene Blätter von Tropaeolum majus 7 Tage bei 30° auf 100 ccm der Stärkelösung wirken. Diese verhielt sich dann wie eine Lösung von reiner Maltose bezüglich ihrer Drehung und ihrer Reduktionsfähigkeit. Die Autoren stellten aus der Lösung auch Maltose dar.

Digitized by Google

Die Blattdiastase erzeugt also aus Stärke dasselbe Endprodukt wie die Diastase des Malzes.

Dieses Resultat stützt also unseren Satz 5 sehr energisch.

Die Resultate einiger Versuche demonstrieren uns die Beziehungen zwischen Assimilation, Stärkelösung, Stärkebildung und Fermentreichtum der Laubblätter:

Tropaeolum majus.

Am 10. Sept. wurde $^1/_2$ Blatt gepflückt um 5 PM, es lieferte bei dem Versuche	1,963	Maltose	
Am 11. Sept. wurde die andere Hälfte desselben Blattes um 10 PM gepflückt; es lieferte bei dem Versuche .	2,663	„	(35,6 %)
Am 22. Sept. wurde $^1/_2$ Blatt gepflückt um 3 PM, es lieferte bei dem Versuche	1,200	„	
Am 22. Sept. wurde die andere Hälfte gepflückt um 11 PM; es lieferte bei dem Versuche	1,874	„	(70,3 %)
Am 28. Sept. wurde $^1/_2$ Blatt gepflückt um 4,15 PM, es lieferte bei dem Versuche	1,006	„	
Am 28. Sept. wurde die andere Hälfte gepflückt um 5,3 AM; es lieferte bei dem Versuche	1,645	„	(63,5 %)

Es enthalten also alle diejenigen Blatthälften, welche längere Zeit assimiliert hatten und während der Assimilationsperiode gepflückt worden waren, mehr Ferment als die Hälften, welche während der Zeit gepflückt wurden, in welcher das Blatt nicht assimilierte, sondern nur die Assimilationsprodukte auswandern liess.

Tropaeolum majus.

5 Uhr nachmittags, an einem hellen Tage wurden Laubblätter gesammelt, welche gut assimiliert hatten, und wurde deren Lamina in je 3 Teile (a, b, c) geteilt.

a) wurden bei 30—35° getrocknet, nachdem sie einige Minuten in Chloroform gelegen hatten;

b) wurden bei 30—35° ohne vorherige Tötung mittels Chloroformdampfes getrocknet, wobei sie merklich Stärke verloren;

c) wurden mit dem Stiele, an welchem der 3. Teil sass, in Wasser gestellt und 18 Stunden im Dunkeln gelassen; dann wurde die Lamina, welche ihre Stärke völlig verloren hatte, getrocknet.

10 g der trockenen Blattsubstanz erzeugten bei

a : 2,163 Maltose
b : 3,687 „ Zunahme 70,4 Proz.
c : 4,728 „ „ 118,5 „

In während der Assimilationszeit abgeschnittenen Blättern, welche im Dunkeln ihre Stärke langsam lösen, die Lösungsprodukte aber nicht ableiten können, vermehrt sich die Diastasemenge beim Stehen im Dunkeln.

Hydrocharis Morsus ranae.

Ganze Pflanzen wurden unter günstige Assimilationsbedingungen gebracht, dann wurden Blätter direkt entnommen (1); hierauf wurden die Pflanzen ver-

Digitized by Google

dunkelt, und wurden später wiederum von diesen Pflanzen Blätter (2 und 3) entnommen. Die Untersuchung der Blätter ergab folgende Resultate:

1) Blätter direkt nach Insolation 0,267,
2) Blätter, 47 Stunden verdunkelt, 0,476 (die Hälfte der Stärke war ausgewandert).
3) Blätter, 96 Stunden verdunkelt, 0,676 (fast die ganze Stärke ausgewandert).

Auch in den an der Pflanze sitzenden Blättern nimmt also die Menge der Diastase zu, wenn die Blätter längere Zeit verdunkelt werden.

Tropaeolum majus.

Am 14. Aug. 9 Uhr morgens wurden 8 Blätter in je drei gleiche Teile geteilt, welche in 3 Serien (a, b, c) verteilt wurden:

a) Getrocknet und zur Diastasebestimmung benutzt.
b) In Stückchen zerschnitten und 18 Stunden auf Wasser im Dunkeln schwimmen gelassen.
c) Ebenso, aber auf 5-proz. Dextroselösung 18 Stunden schwimmen gelassen.

a) ergab 3,911 Maltose.
b) „ 4,461 „
c) „ 3,123 „

Man erkennt aus diesen Versuchen, dass die Diastasemenge abnimmt, wenn in dem Laubblatte Stärkebildung aus Zucker, im Dunkeln erfolgt.

Ich glaube, dass man aus den Resultaten dieser Versuche den Satz ableiten kann: 9) Findet in einem Laubblatte vorzüglich und reichlich Stärkekornbildung in den Chloroplasten statt, so ist der Diastasegehalt des Blattes relativ niedrig; findet dagegen reichlich und hauptsächlich Lösung der Stärkekörner in den Chromatophoren eines Blattes statt, so ist der Diastasegehalt des Blattes relativ hoch. Beim Uebergang des einen Zustandes in den anderen vermindert oder vermehrt sich die Diastasemenge des Blattes.

Die Autoren untersuchen nun die Frage, ob Blattdiastase auf intakte Stärkekörner einwirken könne. Es zeigte sich, dass pulverisierte, getrocknete Erbsenblätter mit Wasser aufgeschwemmte Buchweizenstärke bei 30—35°, unter Zusatz von Chloroform, innerhalb 2 Stunden angriffen.

Wir wollen daraus gleich den Satz 10 formulieren: Die Diastase des Malzes und die Diastase der Laubblätter vermag intakte Stärkekörner anzugreifen.

Schliesslich zeigten die Autoren, dass in den Tropaeolum-Blättern Maltose vorkommt. Die Darstellung der Maltose selbst aus den Blättern haben sie jedoch nicht durchgeführt.

Wir haben so aus der Litteratur und aus eigenen früheren Untersuchungen die folgenden Sätze abgeleitet:

Satz 1: In den stärkereichen Keimblättern und den Endospermen nimmt bei der Keimung der Samen die Menge der Diastase sehr stark zu (Phaseolus, Vicia, Pisum, Weizen, Roggen, Mais, Gerste).

Satz 2: In einigen stärkereichen Reservestoffbehältern (Dioscorea

Digitized by Google

Batatas, Iris germanica) ist zur Zeit des Austreibens der Knospen eine relativ grosse Menge Diastase enthalten.

Satz 3: Zahlreiche stärkearme, Reservestoffe speichernde Wurzeln und Achsen scheinen relativ reich an Diastase zu sein (Daucus, Brassica Rapa, Rudbeckia, Helianthus, Cirsium, Gentiana, Melandrium, Beta).

Satz 4b: Alle sorgfältig untersuchten, bei lebhafter Assimilation stärkearmen und auch stärkereichen Laubblätter enthielten Diastase (Daucus, Phaseolus, Rudbeckia, Helianthus, Cirsium, Gentiana, Orchis purpurea, Lappa, Dahlia, Beta, Nicotiana, Zea, Vicia, Lotus, Lupinus, Tropaeolum majus, Funkia, Allium Cepa, Hemerocallis, Populus, Syringa, Cotyledon, Humulus, Hydrocharis, Hymenophyllum).

Satz 5: Die Fermente der untersuchten Organe scheinen mit der Diastase identisch zu sein (Baranetzky und Brown).

Satz 6: Brown und Morris betonen (V, 643), dass es scheine, als ob diejenigen Laubblätter, welche leicht Stärke bilden, auch relativ reich an Diastase seien, und umgekehrt. Aus der Tabelle dieser Autoren geht das nicht hervor, da Helianthus tuberosus, eine Pflanze, welche reichlich Stärke erzeugt, nicht mehr Diastase enthielt als Allium Cepa, welches keine Stärke in den Blättern bildet. Immerhin ist es auffallend, dass die so leicht Stärke bildenden Papilionaceen so reichlich Diastase enthalten, während die wenig Stärke in ihren Blättern bildenden Monocotyledonen im allgemeinen wenig Diastase führen. Da die Blätter für die Versuche von Brown und Morris nicht alle unter gleichen Umständen gesammelt wurden und auch die Diastase zerstörenden Stoffe nicht genügend berücksichtigt sind, so ist es doch möglich, dass der Satz Geltung haben kann.

Satz 7: Beim Austreiben von stärkehaltigen Rhizomen (Kartoffel) steigt deren Diastasegehalt erheblich.

Satz 8: In Laubblättern, welche im Begriffe sind, Stärkekörner zu bilden, ist der Diastasegehalt geringer als in solchen, in denen die Stärkekörner der Mehrzahl der Zellen in Lösung begriffen sind.

Satz 9: Das Ferment der Blätter vermag ebenso wie die Diastase des Malzes intakte Stärkekörner anzugreifen.

Satz 10: In den Blättern ist Maltose, also das letzte Spaltungsprodukt der Stärke durch Diastase nachgewiesen worden.

Ueberblicken wir diese Sätze, so müssen wir zugestehen, dass es durch dieselben wahrscheinlich wird, dass überall in der Pflanze die Stärkekörner durch Einwirkung der Diastase, unter direkter Spaltung des Stärkemoleküles, in Lösung gebracht werden, dass da, wo ein Stärkekorn innerhalb der lebenden Zellen in Lösung geht, diese Lösung mittels der Diastase bewirkt wird, welche von der Pflanzenzelle anscheinend speziell als Lösungsmittel der Stärke erzeugt wird.

Wo wir Stärke in einem Pflanzenteile finden, ist auch Diastase nachzuweisen, welche die Lösung ausführen kann. Bewiesene Ausnahmen von dieser Regel sind nicht bekannt geworden. Dass es Pflanzenteile geben wird, welche in gewissen Zuständen oder stets fermentfrei erscheinen, ist wahrscheinlich; wo aber ein solches absolutes Fehlen der Fermentwirkung eines stärkehaltigen Pflanzenteiles, dessen Stärkekörner in Lösung begriffen sind, beobachtet werden wird, da wird es sich leicht nachweisen lassen,

Digitized by Google

dass dieser Pflanzenteil Stoffe enthält, welche die Fermentwirkung stören. Dass solche störende Stoffe vorkommen, und dass besonders Gerbsäure störend wirkt, darauf machte schon BARANETZKY aufmerksam, ebenso JENTYS (I) und BROWN (V, S. 639). Bei sorgfältiger Bestimmung der diastatischen Wirkung eines Pflanzenteiles muss deshalb stets ein Vorversuch zur Bestimmung der Grösse der Hemmung gemacht werden, welche das gekochte Pflanzengewebe auf eine Diastaselösung bekannter Wirkung ausübt.

Nach den bisherigen Erfahrungen scheint bei konstanter Ableitung der Spaltungsprodukte der Stärke die Menge der in der Zeiteinheit gelösten Stärkesubstanzen um so grösser zu sein, je grösser die in dem Gewebe erzeugte Diastasemenge ist. Es sprechen dafür die Erfahrung bei der Keimung der Samen und beim Austreiben der Knollen (Satz 1 und 7), sowie, bis zu einem gewissen Grade, die Resultate, welche BROWN bei Vergleichung der verschiedenen Blattarten erhielt (Satz 6), und zuletzt das Verhalten der Laubblätter bei Stärkebildung und Stärkelösung (Satz 8), welche zeigen, dass überall da, wo ausgiebiger Stärketransport vorauszusetzen ist, auch starke Fermentwirkung gefunden wird.

Wenn das in Rede stehende Verhältnis dadurch zustande kommt, dass die Chromatophoren sofort mit der Produktion der Disastase beginnen, sobald die Stärkebildung in ihnen erlischt, und diese Fermenterzeugung bis zu einer bestimmten Höhe des Fermentgehaltes der Chromatophoren fortführen, welche vielleicht durch den Grad der Anhäufung der Lösungsprodukte im Chromatophor geregelt wird, so wäre es leicht verständlich, dass manche stärkearmen Organe noch Ferment erzeugen. Man würde so bei Pflanzen, welche nur unter sehr günstigen Bedingungen Stärke zu erzeugen vermögen, zu den meisten Zeiten Diastase finden, während stärkereiche Pflanzen stets während der leicht erfolgenden Stärkebildung nur wenig Diastase führen würden.

Gerade die zuletzt zusammengestellten Verhältnisse sind es, welche dafür sprechen, dass die Diastase thatsächlich zur Lösung der Stärkekörner in der Pflanze Verwendung findet.

Unter den Resultaten, welche BARANETZKY erhielt, findet sich eins, welches dieser Anschauung widerspricht; ich sah mich deshalb veranlasst, dieses Resultat zu kontrollieren, und fand, wie die nachfolgenden Angaben zeigen, dass BARANETZKY unrichtig beobachtet hat; es zeigte sich, dass auch bei Mirabilis Jalapa die Menge der Diastase bei der Keimung zunimmt. Ich gebe die Beschreibung meines Versuches.

Versuch über den Diastasegehalt des Endosperms und der Keimblätter von Mirabilis Jalapa vor und während der Keimung.

Mirabilis Jalapa besitzt bekanntermassen einen Samen, dessen Keimblätter das stärkehaltige Nährgewebe völlig einhüllen und dessen adelphische Stärkekörner höchstens 1 μ dick und kugelförmig sind. Beim Keimen, das nach 3 bis 5 Tagen erfolgt, bleibt das innere der beiden Keimblätter viel kleiner als das andere und hält das weisse Nährgewebe noch fest, wenn die Keimblätter schon grün sind. Das Nährgewebe liegt dann feucht und gallertartig der Unterseite des einen zusammengekrümmten Keimblattes an und wird von diesem oft mit über die Erde emporgehoben.

Digitized by Google

Sobald die Keimpflänzchen Wurzeln entwickelt hatten, wurde das Nährgewebe aus den Keimlingen herausgenommen, über Chloroformdampf getötet und dann über H_2SO_4 getrocknet. Zugleich wurde eine Partie reinen Nährgewebes aus dem ungekeimten Samen hergestellt. Andererseits wurden die Keimblätter der gekeimten und ungekeimten Samen in gleicher Weise behandelt.

In 0,1 der beiden Nährgewebe und der Blätter wurde der Fermentgehalt nach der im Kapitel über die Bestimmung der Fermentwirkung beschriebenen Methode festgestellt. Die Untersuchung ergab folgendes Resultat:

0,1	Endosperm,	vor	der	Keimung,	ungekocht,	21 mg	Kupfer
0,1	„	„	„	„	gekocht,	19 „	„
						2 „	„
0,1	„	nach	„	„	ungekocht,	119 „	„
0,1	„	„	„	„	gekocht,	24 „	„
						95 „	„
0,1	Keimblatt	vor	„	„	ungekocht,	156 „	„
0,1	„	„	„	„	gekocht,	25 „	„
						131 „	„
0,1	„	nach	„	„	ungekocht,	168 „	„
0,1	„	„	„	„	gekocht,	32 „	„
						136 „	„

Es geht also aus diesem Versuche hervor, dass die Fermentmenge im Endosperm erheblich bei der Keimung steigt, während die Keimblätter nur geringe Mengen von Ferment mehr erzeugen, wenn die Lösung der Stärke statthat.

Dass die Diastase intakte Stärkekörner anzugreifen vermag, ist jetzt sicher bewiesen. Wenn wir wissen, dass die Diastase in den Chromatophoren sitzt, so ist es leicht zu verstehen, dass alle dargestellten Fermentlösungen doch nur höchst verdünnt sind, gegenüber derjenigen Lösung der Diastase, welche wir in dem stärkelösenden Chloroplasten vor uns haben. Es ist deshalb auch leicht erklärlich, dass dichtere Stärkekörner nur äusserst langsam von diesen Fermentlösungen angegriffen werden, wenn sie auch noch relativ schnell von der konzentrierten Diastase in den Chromatophoren der Zelle gelöst werden können. Folgender Versuch von Brown (V, S. 655) spricht danach nicht gegen die Anschauung, dass die Diastase der Chromatophoren die Stärkekörner löst: Brown und Morris liessen ein Blatt von Pisum sativum (und anderen Pflanzen), welches relativ fermentreich ist, seine Assimilationsstärke im Dunkeln teilweise lösen, um die Fermentwirkung zu erhöhen, und legten dann die eine Hälfte des Blattes in Alkohol, die andere Hälfte töteten sie mit Chloroformdampf. Das tote Blattstück liessen sie bei 30° und selbst bei Temperaturen liegen, welche dem Quellungspunkte der Stärke nahe kamen, ohne eine Stärkelösung mit dieser Methode konstatieren zu können. Ein quantitativer Versuch wurde nicht ausgeführt.

Es ist selbstverständlich, dass die Diastase nach Tötung der Zellen aus dem Chloroplasten heraus diffundiert. Die Diastase diffundiert, wie Brown und Morris ja selbst nachgewiesen haben (V, S. 657), schnell genug, um den kurzen

Digitized by Google

Weg nach dem Zellsafte in 10 Minuten zurücklegen zu können, so dass dann nur noch eine stark verdünnte Diastase auf die Stärkekörner einwirkt.

Sind die Stärkekörner also an sich schwer angreifbar, so wird nun eine Lösung der Körner in diesem toten Gewebe ebensowenig und ebensoviel stattfinden wie in einer konzentrierten Lösung der Malzdiastase. Wir brauchen also zur Erklärung dieser Thatsache nicht mit BROWN (V, S. 658) anzunehmen, dass der erste Angriff auf die Stärkekörner vom lebenden Protoplasma ausgeführt werden müsse, und dass dann erst die Diastase eingriffe.

Der Nachweis der Maltose in allen denjenigen Organen, in welchen Stärkelösung stattfindet, würde ein weiterer Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür sein, dass die Stärkelösung mit Hilfe der Diastase ausgeführt wird. Bisher ist der Nachweis nur für ein Laubblatt ziemlich sicher durchgeführt.

Einer besonderen Erwähnung bedürfen noch die Aehnlichkeiten und die Differenzen, welche zwischen der Morphologie der Lösung der Stärkekörner in der lebenden Zelle und in einer Diastaselösung, ausserhalb der Zelle, stattfinden. Halten wir im Auge, dass in den Zellen der Wurzeln, Achsen und Blätter die Diastase in Form einer konzentrierten, zähflüssigen Lösung, wie wir sie in den Chromatophoren vor uns haben, die Stärkekörner umgiebt, so sehen wir alle Erscheinungen, welche wir bei der Lösung der Stärkekörner in einer möglichst konzentrierten Diastaselösung und in der Zelle beobachten, so weit übereinstimmen, dass die Annahme, die Diastase sei auch in diesen Zellen das Lösungsmittel der Stärke dadurch wahrscheinlich gemacht wird. Zu beachten ist bei dem Vergleich in erster Linie, dass man mit den in der Zelle angegriffenen Stärkekörnern einer Species nur diejenigen Stärkekörner derselben Species, welche mit einer Diastaselösung behandelt wurden, die nicht rissig wurden, vergleichen darf. Das Rissigwerden der Stärkekörner tritt in Diastaselösungen vielleicht deshalb viel leichter ein als in der Zelle, weil in der Diastaselösung die Differenz zwischen der osmotischen Leistung der in den Poren der Stärkekörner erzeugten Zuckerlösung und der umgebenden Diastaselösung oft sehr gross werden kann, so dass Sprengung der Körner leicht erfolgen kann. Am vollkommensten fand ich die Lösungserscheinungen, welche Diastase an schwer angreifbaren Stärkekörnern der in Rede stehenden Pflanzenteile hervorruft, denjenigen ähnlich, welche in der Zelle an den gleichen Körnern zu beobachten sind, als ich möglichst konzentrierte, aus LINTNERS Diastase hergestellte Diastaselösung mittels arabischen Gummis schleimig machte, zu der zähen Lösung Chloroform und frisch bereitete, feuchte Stärke aus der Achse von Dieffenbachia hinzusetzte und die Masse im Reagensglase, bei 40° 3 Monate, unter täglichem Umschütteln stehen liess. Das Umschütteln ist nötig, da sonst Bakterienentwickelung eintritt. Alle Körner, welche keine Risse erhielten, wurden in normaler Weise von aussen gelöst.

In den Endospermen trockener Samen geht die Lösung meist unter ganz denselben Erscheinungen vor sich wie in einer Diastaselösung.

Wir kommen also zu dem Schlussresultate, dass höchst wahrscheinlich die Diastase in allen Pflanzenteilen die Lösung der Stärkekörner bewirkt. Für das Vorhandensein eines anderen stärkelösenden Stoffes oder Stoffgemisches in der lebenden Zelle spricht keine bekannte Thatsache.

Digitized by Google

R. Die Lösung der Stärkekörner in den Zellen.

Nach den in dem vorigen Kapitel gemachten Auseinandersetzungen und angeführten Thatsachen kann es uns kaum noch zweifelhaft erscheinen, dass in der Pflanze die Lösung der Stärkekörner stets unter Beihilfe der Diastase ausgeführt wird. Es widerspricht dieser Annahme auch keine der Erscheinungen, welche wir bei der Lösung der Stärkekörner in der Zelle beobachten.

Von grosser Wichtigkeit für das Verständnis der Lösungserscheinungen der Stärkekörner sind die Fragen, wo die Diastase in der Zelle ihren Sitz hat, und ob sie diffusionsfähig ist.

Die erste Frage haben wir in den Kapiteln „Lösung der Stärkekörner von Dieffenbachia" und „Struktur und wahrscheinliche Funktion der verschiedenen morphologischen Bestandteile der Chloroplasten" dahin beantwortet, dass der Sitz der Diastase im Stroma des Chromatophors zu suchen sei. Das Stroma erlangt durch diesen Diastasegehalt die Eigenschaft, Stärkesubstanz zu lösen; überall, wo das Stroma ein Stärkekorn berührt, tritt Lösung der Substanz desselben ein, wenn das Stroma mit Diastase beladen ist.

Einige Thatsachen beweisen ferner aber mit Sicherheit, dass die Diastaselösung auch aus dem Chromatophor austritt und in das Stärkekorn eintritt. Da, wo wir die Chromatophorensubstanz an ihrer Grünfärbung leicht erkennen, und dieselbe mit Rissen versehene Stärkekörner umhüllt, welche in Lösung begriffen sind, sehen wir niemals grüne Substanz in die Risse eindringen, obgleich die Risse schnell durch diastatischen Angriff erweitert werden. Diese Thatsache lässt sich z. B. bei ergrünten Chloroplasten von Hyacinthus (Taf. 2, Fig. C β) leicht feststellen. Fast noch klarer tritt sie uns bei den Stärkekörnern der Chloroplasten von Cyrtodeira entgegen, bei welchen die Sprünge anfangs so eng sind, dass ein Eindringen des Stromas in dieselben von vornherein ganz unwahrscheinlich ist. Es lässt sich übrigens auch durch Färbung kein Stroma in solchen erweiterten Rissen nachweisen, und spricht die Thatsache, dass diese Risse nie wieder zuwachsen, wenn auch nachträgliche Auflagerung von Stärkesubstanz stattfindet, vollkommen zu Gunsten der Anschauung, dass in diese Risse kein Stroma, sondern nur in Wasser gelöste Diastase eindringt.

Die Fähigkeit der Diastase, durch pflanzliche Cellulosewände, Pergamentpapier, engporige Thonzellen zu diffundieren und in Stärkekörner einzuwandern, ist von Krabbe (I, S. 584) bestritten worden. Wie ich früher (VI, S. 242) kritisch auseinandergesetzt habe, hat jedoch Krabbe keinen Beweis dafür erbracht, dass die Diastase nicht durch Membranen zu diffundieren vermöge. Dass ich in meiner Kritik das Rechte getroffen habe, geht aus der Untersuchung von Brown und Morris über die Diffusionsfähigkeit der Diastase in Gelatinegallerte mit Sicherheit hervor. Diese Forscher (V, S. 657) versetzten 3-proz. Gelatinelösung mit Malzextrakt und mischten ferner andere 3-proz. Gelatinegallerte mit Buchweizenstärke, schichteten beide Gallerten übereinander, hielten sie mit Chloroform völlig steril und beobachteten das Aufsteigen der Diastase an der Korrosion der Stärkekörner. In 1 Stunde wanderte die Diastase 0,145 mm.

Dass die Diastase auch in ganz intakte Stärkekörner einzudringen vermag, also zwischen die Krystallfasern der Stärkesphärite, geht in ganz unzweifelhafter

Digitized by Google

Weise aus den in der Monographie der Stärkekörner von Hordeum beschriebenen Thatsachen hervor. Ich zeige dort, dass in frisch aus dem unreifen Endosperm genommenen, also niemals trocken gewordenen Stärkekörnern des Gerstensamens äusserst feine Kanäle entstehen, wenn man die Stärkekörner in Malzauszug einlegt. Es muss also die Diastase in diesem Falle den Krystallfasern entlang in die Masse des Stärkekornes eindringen, um die Kanäle zu ätzen. Ferner entstehen in den gleichen Stärkekörnern vom Zentrum ausgehende, die Peripherie anfangs nicht durchsetzende Risse, sobald man sie in Diastaselösung einlegt. Diese Risse können wohl auch nur durch Quellungserscheinungen hervorgerufen sein, welche in letzter Linie infolge des Eindringens der Diastase in die Poren des Stärkekornes, also zwischen die Trichite, entstanden. Das Gleiche lehrt schliesslich das in der Monographie von Dieffenbachia beschriebene Verhalten der intakten Stärkekörner von Dieffenbachia gegen Malzauszug. Als ich aus den Zellen dieser Pflanze ausgeschlemmte, vor dem Austrocknen gehütete Stärkekörner drei Wochen in Malzauszug hatte liegen lassen, erschienen sie im Vergleiche mit in Chloroformwasser aufbewahrten gleichen Stärkekörnern weniger dicht, hatten also im Innern gleichmässig in allen Teilen an Substanz verloren. Ich habe diese Erscheinung dann noch mehrere Male bei längerer Einwirkung der Diastase auf Stärkekörner beobachtet. Ein derartiger Einfluss der Diastase auf die krystallinische, poröse Masse des Stärkekornes ist nur dann möglich, wenn die Diastase das Stärkekorn gleichmässig zu durchtränken vermag.

So haben wir uns also vorzustellen, dass jedes Stärkekorn in der lebenden Zelle in eine sehr zähflüssige, zeitweise sehr diastasereiche Substanz, das Stroma des Chromatophors, eingebettet ist und selbst durchtränkt wird von einer leichtflüssigen Diastaselösung. Es wird also dann, wenn Lösung eines Stärkekornes erfolgt, neben einer durch das Stroma bewirkten äusseren Lösung, welche die peripherische Masse des Kornes gleichmässig abträgt, eine innere Lösung, welche, die Krystallfasern angreifend, die Zwischenräume zwischen diesen Elementen vergrössert, in Wirksamkeit sein.

Suchen wir uns auf Grundlage der durch diese Betrachtung gewonnenen Anschauung klar zu machen, von welchen Faktoren die Schnelligkeit abhängt, mit welcher die Masse 1 eines homogen gebaut gedachten Stärkekornes völlig gelöst wird, so kommen wir zu folgendem Resultate:

Die Schnelligkeit der äusseren Lösung muss abhängig sein: 1) hauptsächlich von der Stärke (Leistungsfähigkeit) des im Stroma gelösten Fermentes und wenig von der Leistungsfähigkeit der dem ersteren vorarbeitenden, in das Korn eindringenden Fermentlösung;

2) hauptsächlich von der Grösse der äusseren Oberfläche, welche die Masse 1 besitzt, ein wenig von der Grösse der inneren Oberfläche, welche die Masse 1 infolge der porösen Struktur besitzt, und von der Grösse der Interstitien der porösen Masse.

Die Schnelligkeit der inneren Lösung wird also abhängen von der Stärke der eingedrungenen Fermentlösung sowie von der inneren Oberfläche und der Grösse der Interstitien.

Die gleichmässige innere Lösung des intakten Stärkekornes muss voraussichtlich immer nur eine äusserst schwache bleiben, da die Interstitien zwischen den Krystallfasern bei allen Stärkekörnern äusserst eng sind und die

Digitized by Google

Diffusion der durch die Wirkung der Diastase gebildeten Maltose und des Dextrins, welche wahrscheinlich in höchst konzentrierter Lösung die Diastasearbeit herabsetzen, nur äusserst langsam vor sich gehen kann. Sie kann nur bei wochenlanger Einwirkung des Fermentes auf die Stärkekörner bemerkbar werden.

Die äussere Lösung der Masse 1 eines Stärkekornes wird nach dem gesagten um so schneller vor sich gehen, je kleiner die Stärkekörner sind, und sie wird wesentlich beschleunigt durch irgend welche Unebenheiten der Oberfläche der Körner. Als solche Unebenheiten kommen hauptsächlich einmal die Leisten in Betracht, welche bei exzentrischen Stärkekörnern infolge der ungleichen Dichte der Schichten entstehen, ferner Risse, Spalten und grobe Poren, welche sich in den Stärkekörnern finden können, und schliesslich muss doch auch bei einer relativ weiten Stellung der Trichite die Trichitenstruktur als ein feinste Unebenheiten der Oberfläche bedingendes Moment in Betracht kommen. Die Rauheiten der Oberfläche, welche sich einstellten, als ich Stärkekörner von Dieffenbachia mit Speichel und Diastase behandelte, sind wohl durch die in Rede stehende Struktur des Stärkekornes bedingt.

Ich beschliesse diese orientierende Auseinandersetzung mit einer Betrachtung, welche zeigen soll, wie sehr die Grösse der Oberfläche, welche von dem Fermente energisch angegriffen werden kann, unter Umständen von der Struktur des Stärkekornes abhängig werden könnte.

Stehen die Trichite der Oberfläche eines Stärkekornes sehr dicht, wie es in sehr stark vergrössertem Massstabe in Fig. 22 *a* und *b* schematisch dargestellt ist, so wird das Ferment, aus früher erwähnten Gründen, nur die obere Fläche jedes Stäbchens angreifen. Stehen die Stäbchen entfernter, wie es in Fig. 23 *a* und *b* schematisch gezeichnet ist, so wird die Diffusion schon aus einer etwas grösseren Tiefe heraus schnell genug die Lösungsprodukte befördern, so dass die Seitenflächen der Krystallfasern mit angegriffen werden. Würden die Krystallfasern in Form und Stellung dem Schema gleichen, und kämen bei Fig. 22 nur die Querschnittsflächen der Fasern, in Fig. 23 auch die Seitenflächen vollkommen als Angriffsflächen in Betracht, so würde im letzteren Falle die Angriffsfläche 20mal so gross sein als im ersten.

Fig. 22. Fig. 23.

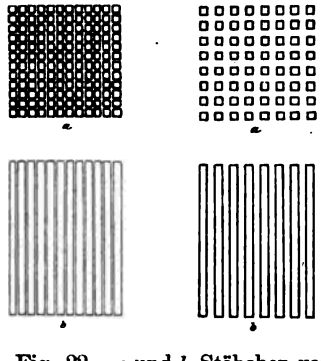


Fig. 22. *a* und *b* Stäbchen von 1 qmm Dicke und 20 mm Länge in dichter Stellung.
Fig. 23. *a* und *b* die Stäbchen der Fig. 22 in lockerer Stellung, 1 mm Entfernung.

Beachten wir alle die bisher erwähnten Thatsachen und acceptieren wir die daraus abgeleiteten Anschauungen, so wird es uns leicht, alle diejenigen Erscheinungen zu verstehen, welche bei Auflösung der Stärkekörner in den Zellen der lebenden Pflanze zu Tage treten. Die wichtigsten dieser Erscheinungen wollen wir in dem folgenden kurz besprechen.

Ehe ich zur Besprechung der verschiedenen Lösungstypen übergehe, möchte ich doch noch besonders darauf aufmerksam machen, dass es nicht unwahrscheinlich ist, dass in manchen Fällen Stärkekörner, welche in den Zellen liegen, von Diastase gelöst werden, die nicht in ihren Chromatophoren entstanden,

Digitized by Google

sondern zugewandert ist. Wie es scheint, liegt dieser Fall bei den Gramineensamen, vielleicht bei den meisten endospermhaltigen Samen vor, doch sind die Akten über dieses Kapitel noch nicht geschlossen. Man vergleiche die in ihren Resultaten sich teilweise widersprechenden Abhandlungen von PFEFFER (I) und BROWN und MORRIS (IV).

Würde thatsächlich die Stärke der Endosperme durch eingewanderte Diastase gelöst, was, nach den Lösungserscheinungen zu urteilen, gar nicht unwahrscheinlich wäre, so würde zu untersuchen sein, ob die Chromatophoren der Endospermzellen zu Grunde gingen oder nicht.

Die verschiedenen Typen der Lösung.

1. Lösung der riss- und spaltenfreien, monotonen, exzentrischen Stärkekörner.

Die annähernd monotonen, monarchen, exzentrischen Stärkekörner, sowohl die kegelförmigen, verkehrt kegelförmigen, stabförmigen und flachgedrückten Formen, bleiben allermeist zeitlebens riss- und spaltenfrei. Solche riss- und spaltenfreien exzentrischen Stärkekörner, wie sie sich z. B. in den Achsen von Dieffenbachia und Pellionia, in den Knollen der Kartoffel, in den Speichersprossen der Adoxa finden, zeigen, sobald sie annähernd monoton gebaut sind, alle prinzipiell gleiche Lösungserscheinungen. Da bei ihnen die Lösung der Stärkesubstanz der Hauptsache nach nur an der Peripherie des Stärkekornes stattfindet, und die Stärkekörner relativ gross sind, so währt die Lösung der Körner mittlerer Grösse auch im günstigsten Falle stets einige Wochen. Nach oberflächlicher Schätzung bei meinen Untersuchungen brauchen 70 μ lange, 10 μ breite stabförmige Stärkekörner von Dieffenbachia, welche ungefähr einen Kubikinhalt von 0,0000055 mm^3 besitzen und, das spez. Gewicht der Stärkesubstanz zu 1,7 angenommen, etwa 0,0000093 mg wiegen, ungefähr 4—6 Wochen zur Auflösung. Pellioniastärkekörner, welche ungefähr 0,0000155 mg wiegen, brauchten ebenfalls ungefähr 6 Wochen zur Lösung. Die Stärkekörner der Kartoffelknolle und der Speichersprosse von Lathraea brauchen nach KRABBE (I, S. 38) „stets mehrere Wochen" zur Lösung. Im allgemeinen werden diese Stärkekörner langsamer in der Pflanze gelöst als in einer bakterienfreien Ptyalinlösung bei 40°, aber schneller als in möglichst konzentriertem Malzauszug.

Legen wir der Schilderung der Vorgänge der Lösung zuerst ein monotones Stärkekorn zu Grunde, also ein Korn, welches etwa dem Taf. 4, J, bei Pellionia abgebildeten gleicht oder zwischen diesem und dem bei Adoxa (Fig. 35) abgebildeten steht, dem in Fig. A, Taf. 3, für Dieffenbachia abgebildeten Korne noch ähnlich ist. In einem solchen Stärkekorne ist der Schichtenverlauf im allgemeinen der in dem Schema Fig. 24 dargestellte. Die schattierten Schichten bedeuten die schwach lichtbrechenden, relativ lockeren, an fester Substanz relativ armen, an Interstitien reichen Schichten; die hellen sind als die stark lichtbrechenden Schichten aufzufassen, welche die meiste feste Substanz enthalten. Darauf, dass bei monotonen Stärkekörnern allermeist die Lichtbrechung der Schichten von innen nach aussen etwas zunimmt und dass die dichten und lockeren Schichten unter sich nicht alle gleich sind, ist in der Darstellung des Schemas keine Rücksicht genommen.

Digitized by Google

Ein solches exzentrisches Stärkekorn wird nun im allgemeinen an der ganzen Peripherie angegriffen. Die Oberfläche des Kornes bleibt dabei ziemlich glatt, nur in einzelnen und besonderen Fällen beobachtet man geringe Rauhheiten, wie sie z. B. in Taf. 3, Fig. R, dargestellt sind, oder auch Furchung der Oberfläche, wie sie in Fig. U und V, Taf. 3, abgebildet sind. So gleichmässige starke Rauheiten, wie sie hier und da bei Ptyalinbehandlung auftreten (Taf. 3, Fig. c), sind nicht zu beobachten. Die peripheren Lösungserscheinungen, wie sie sich in den Zellen finden, liegen in dieser Hinsicht zwischen den Erscheinungen, welche die Ptyalinlösung zeigt und denen welche in Malzauszug eintreten. Hingegen ändert sich die Umrissform des Stärkekornes mit fortschreitender Lösung bedeutend.

Dass das gestreckte Stärkekorn nach und nach schlanker werden muss, wenn auch in der Zeiteinheit ein gleiches Volumen der Substanz von jeder Flächeneinheit weggelöst wird, ist selbstverständlich. Dieses Schlankerwerden erfolgt aber nicht gleichmässig, vielmehr schreitet die Lösung auch bei möglichst homogen gebauten Stärkekörnern dieser Art an der Spitze des Kornes (*a*) langsamer in der Richtung der Achse fort als an der Basis. Diese Erscheinung hat folgende Gründe. Zuerst trifft die Diastase bei ihrem Angriff auf die Spitze des Kornes lange Zeit geschlossene Schichten. Schicht nach Schicht wird weggelöst, ohne dass die Form der Spitze sich ändert, welche ungefähr von einem Abschnitte einer Kugelfläche begrenzt bleibt, wie es durch die Linie *d* bei *a* angegeben wird. An der Basis des Kornes liegt das Verhältnis ganz anders. Wenn die Hinwegnahme einer kleinen Schicht des Kornes ringsherum stattgefunden hat, werden an der Basis schwächer lichtbrechende Schichten seitlich geöffnet (*d* bei *b*); diese werden von dem Fermente stets schneller angegriffen als die stärker lichtbrechenden, weil sie weniger Stärkesubstanz enthalten als die letzteren, und weil sie mehr Zwischenräume zwischen den Kryställchen besitzen, in welchen das Ferment in grösserer Menge einzudringen vermag. Dadurch, dass die Lösung nun überall in den offenen, schwach lichtbrechenden Schichten relativ schnell vorschreitet, bilden sich mehr oder weniger tiefe Rinnen (Fig. 24, *d*; Dieffenbachia Fig. B und C, Taf. 3; Fig. d, Taf. 5, für Pellionia), was für die Angriffsfläche des Fermentes, welche die schwach lichtbrechenden Schichten bilden, eine geringe Vergrösserung bedeutet. Durch diese Rinnenbildung werden die stärker lichtbrechenden Schichten selbstverständlich leistenartig erhöht, so dass die dem Fermentangriffe ausgesetzte Oberfläche einer jeden dichten Schicht dadurch bedeutend vergrössert wird, um so bedeutender, je höher die Leiste wird. So ist es selbstverständlich, dass an der Basis des Stärkekornes die Lösung der Stärkesubstanz schneller fortschreitet als an der runden Spitze des Stärkekornes (bei *a*); und da im allgemeinen die Oberfläche im Verhältnisse zur Masse um so mehr wächst, je schlanker die Basis des Kornes wird, so beschleunigt auch dieser Faktor die basale Zuspitzung gegenüber der kugeligen Spitze des Kornes.

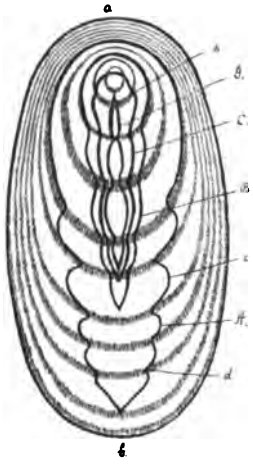


Fig. 24. Schematische Darstellung eines exzentrisch geschichteten, monarchen, monotonen Stärkekornes und der Lösungsgeschichte desselben.

Digitized by Google

Es wird hier am Platze sein, noch einige Worte über die Rinnen zu sagen, welche in den exzentrischen Stärkekörnern infolge der seitlichen Oeffnung der Schichten entstehen.

Derartige Rinnen bilden sich nicht nur in der Pflanze an den Stärkekörnern, sondern auch an intakten Stärkekörnern, welche man in bakterienfreier Ptyalinlösung, bei 40° in Lösung gehen lässt. In Fig. f, g, h, i, Taf. 3, sind Stärkekörner von Dieffenbachia abgebildet, bei denen die Leisten so entstanden. Ebenso bilden sich die Rinnen bei der Einwirkung von Diastaselösung, bei gewöhnlicher Temperatur oder bei 40°. Es sind immer die schwach lichtbrechenden Schichten, welche zur Entstehung der Rinnen die Veranlassung geben, nie die stärker lichtbrechenden, doch zeigen sich unter den schwach lichtbrechenden bedeutende Verschiedenheiten bezüglich der Löslichkeit. Uebrigens kommt selbstverständlich für die Tiefe der entstehenden Rinne die Differenz zwischen der Löslichkeit der benachbarten dichten und lockeren Schichten in Betracht. Dass die Rinnen meist verhältnismässig flach bleiben, hängt wesentlich auch damit zusammen, dass die Leisten um so mehr Oberfläche erhalten, je höher und schmäler sie werden. Die schwächer lichtbrechenden Stichten werden stets auf ihrer ganzen Oberfläche gelöst; es entstehen die Rinnen nicht etwa durch Eindringen des Fermentes in sogenannte Berührungsflächen zweier Schichten. Die schwach lichtbrechenden Schichten werden auf ihrer ganzen Fläche rinnenförmig, wie es das Schema Fig. 25 in *a* zeigt; es werden nicht scharfe Rinnen an den Berührungsflächen gebildet, wie es in Fig. 25 *b* dargestellt ist. Man kann sich davon mit ziemlicher Sicherheit durch Betrachtung von grob geschichteten Stärkekörnern der Kartoffelfrucht überzeugen, wenn dieselben in passenden Lösungsstadien der Frucht entnommen werden. Auch NÄGELI (III, S. 112) hat die Erscheinung in gleicher Weise aufgefasst.

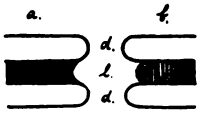


Fig. 25.

Noch besser eignen sich solche Stärkekörner, wenn man sie nachträglich noch einige Tage bei 40° mit Ptyalinlösung behandelt (die Rinnen werden dadurch tiefer) und sie dann in Salicylsäuremethylestermischung beobachtet.

Eine solche Rinnenbildung muss nun auch am oberen Ende des Stärkekornes beginnen, wenn ein exzentrisches Stärkekorn oben bis an den Kern abgetragen ist (c, Fig. 24). In der That schreitet dann auch die Lösung an der Spitze energischer fort als vor der Inangriffnahme des Kernes. Lässt man die Stärkekörner eines bestimmten Pflanzenteiles teilweise in Ptyalinlösung oder Speichel oder Diastase auflösen, teilweise in der Pflanze, so erkennt man, dass die Stärkekörner in den Fermentlösungen trotz der Oeffnung der Schichten relativ rund an der Spitze bleiben (ähnlich wie Fig. g, Taf. 3, gegenüber Fig. G, Taf. 3), niemals in dem Fermente so spitz werden wie in der Pflanze. Es beruht diese Thatsache darauf, dass in der Pflanze die Verteilung des Stroma und damit des Fermentes am Stärkekorn unter Umständen für den Verlauf der Lösung auch von einiger Bedeutung werden kann. Das auf der früher runden Spitze verteilte Stroma fliesst zeitweise zu einer dickeren Schicht auf den Seiten der sich verjüngenden Spitze zusammen, liefert so eventuell dort etwas mehr Ferment und beschleunigt dadurch die Lösung der Spitze. So können in der Zelle Lösungsstadien entstehen, welche oben fast nadelförmig werden (*s*), während sie in der

Digitized by Google

Ptyalinlösung oder in Diastaselösung immer bis zur Auflösung relativ stumpf bleiben.

Auch bei genauer Beobachtung der Basis der in den lebenden Zellen gelösten Stärkekörner lässt sich der Einfluss des unter Umständen dort etwas kräftiger wirkenden Stromas erkennen, welcher zu scharfer Zuspitzung oft der dichteren Schichten der Basis führen kann.

So endet ein solches monotones exzentrisches Stärkekorn, wenn es kontinuierlich gelöst wird, allermeist als ein schlankes Stäbchen, welches oben und unten mehr oder weniger stark zugespitzt ist und mehr oder weniger tiefe Rinnenbildung zeigt (Fig. n, Taf. 5, für Pellionia), oder es zerfällt wohl auch, infolge der Rinnenbildung, zu allerletzt in einige Stückchen.

Es geht aus dieser Auseinandersetzung der allgemeine Satz hervor, und muss derselbe noch besonders betont werden, dass für die Details des Lösungsverlaufes der Verlauf der Schichten und der relative Widerstand, den die einzelnen Schichten dem Fermente leisten, in erster Linie massgebend ist. Erst in zweiter Linie kommt für den Verlauf der Lösung die Anordnung der Stromamasse in Betracht.

Während die bisher betrachteten, leicht sichtbaren äusseren Veränderungen sich am Stärkekorn abspielen, findet mit grösster Wahrscheinlichkeit zugleich eine innere Veränderung statt. Es ist dieses eine gleichmässige innere Lösung, d. h. ein annähernd gleichmässiges, jedoch von der Mitte zur Peripherie etwas zunehmendes Angegriffenwerden aller einzelnen Krystallfasern durch das im Stärkekorn enthaltene Ferment, welches etwa so verläuft wie der Angriff der Kryställchen eines Stückchens Rohrzucker durch einen nicht zu dicken Zuckersirup oder verdünnten Alkohol, in welchen man den Rohrzuckerwürfel hineinlegt.

Der direkte Nachweis dieser äusserst langsam zur Geltung kommenden inneren Lösung ist aus verschiedenen Gründen sehr schwierig.

Man kann die erfolgte innere Lösung nur an der Abnahme des Lichtbrechungsvermögens erkennen, und die auftretenden Differenzen sind so schwierig feststellbar, dass man sie sicher nur wahrnehmen kann, wenn man gleich grosse Stärkekörner bei derselben Beleuchtung, direkt nebeneinander beobachtet. Es lässt sich deshalb kein sicheres Resultat dadurch erreichen, dass man sich aus einem ruhenden Pflanzenteil Stärkekörner darstellt, diesen dann austreiben lässt und die in Lösung begriffenen Stärkekörner wieder beobachtet, da die in gleichmässiger Lösung begriffenen Stärkekörner eben durch die Thätigkeit des Chromatophors bedeutend kleiner werden, ehe sie auffällig schwächer lichtbrechend werden.

Ich habe zum Nachweis der inneren Lösung im Oktober von einer kleinen Kartoffelknolle ein Stück abgeschnitten, zerrieben und, mit Chloroform und Wasser versetzt, beiseite gestellt. Nach einiger Zeit wurde das Wasser abgegossen, um das Ferment möglichst zu entfernen, und durch neues Wasser und Chloroform ersetzt. Das lebende Stück der Kartoffel wurde bis zum Mai, wo sie ausgetrieben hatte, im dunklen Schranke aufbewahrt und dann zerrieben und die Stärkekörner mit den Stärkekörnern vom Oktober verglichen. Es zeigte sich, dass jetzt die Stärkekörner schwächer lichtbrechend waren. Es trat diese Thatsache nur dann deutlich hervor, wenn man die beiden Kornsorten neben-

Digitized by Google

einander bei sehr hoher Einstellung betrachtete. Die unangegriffenen Körner erzeugten dann ein glänzenderes Lichtbild als die angegriffenen. Bei der Verschiedenheit der Körner ist ein sicheres Urteil über die Deutlichkeit der Schichten nicht zu gewinnen, doch schienen mir die Schichten im allgemeinen etwas stärker hervorzutreten bei den angegriffenen Körnern.

Dass in der Pflanze während der äusseren Lösung der Stärkekörner auch eine innere Lösung eintreten wird, lässt sich wohl auch aus der Thatsache schliessen, dass Stärkekörner in Malzauszug innerhalb 4 Wochen deutlich schwächer lichtbrechend werden. Aus der Langsamkeit der Wirkung geht aber auch hervor, dass sie nur dann einigermassen für den inneren Bau der Stärkekörner Bedeutung erlangen kann, wenn ein Stärkekorn viele Monate hindurch vom Fermente energisch bearbeitet wird. Dabei ist noch zu berücksichtigen, dass eine stärkere Fermentlösung wegen der langsamen Diffusion der Lösungsprodukte nicht viel mehr im Korne arbeiten kann als eine schwächere.

Da das in das Korn eindringende Ferment in der Peripherie des Kornes unter den günstigsten Bedingungen wirkt, so wäre es nicht unmöglich, dass bei langsamer Einwirkung des Chromatophorstromas auf die Peripherie, die Peripherie eines in Lösung begriffenen Stärkekornes relativ schwach lichtbrechend werden würde. Dabei könnte diese nur unter besonderen Bedingungen zu erwartende Erscheinung darin bestehen, dass eine scharf begrenzte, schwach lichtbrechende Zone an der Peripherie aufträte, wie bei der Speicheleinwirkung, bei welcher dichte Schichten innerhalb des Kornes der energischen Auslaugung bis zu einem gewissen Grade eine Zeitlang Halt gebieten: oder dieselbe könnte nach innen zu ohne scharfe Grenze sein. Es ist mir trotz aller Bemühungen nicht gelungen, einen derartigen Fall mit Sicherheit zu erkennen. In manchen Fällen, wie z. B. bei dem in Fig. M, Taf. 8, abgebildeten, in Lösung begriffenen Stärkekorn einer Kartoffelfrucht, hatte es bei Beobachtung des im Wasser liegenden Objektes ganz den Anschein, als befände sich eine schwach lichtbrechende Zone am Rande. Als ich jedoch derartige, frisch aus der Pflanze genommene, feuchte Stärkekörner in Salicylmethylester-Alkohol-Mischung (n = 1,475) beobachtete, in welcher die Randschatten fast oder ganz verschwinden, verschwand auch diese, durch die Interferenzlinien hervorgebrachte Erscheinung vollständig. Ich betrachte es danach als ganz sicher festgestellt, dass keine irgend scharf begrenzte, schwächer lichtbrechende Schicht in der Peripherie durch das Eindringen und die Arbeit des Fermentes entsteht.

2) Die Lösung der mit Berührungsspalten versehenen di- bis polyarchen Stärkekörner.

Wir wissen, dass die mehr oder weniger zahlreichen adelphischen Einzelkörner, welche den Anfang eines di- bis polyarchen Stärkekornes bilden, schliesslich mit geraden Flächen aneinander stossen und an diesen geraden Flächen so wenig fest miteinander verbunden werden, dass beim Eintreten der schwächsten Quellung der aus adelphischen Körnern entstandenen di- bis polyarchen Körner die Berührungsflächen sich voneinander entfernen und so zu Spalten Veranlassung geben, welche leicht auch diejenigen Schichten durchbrechen, welche die adelphischen Einschlüsse umgeben. Solche deutlich ausgebildete Berührungsspalten

Digitized by Google

und ihre Fortsetzungen finden sich z. B. bei den fast zentrischen Körnern von Hyacinthus sehr häufig, seltener in den sekundären Stärkekörnern von Adoxa. Der Verlauf der Lösung der zentrischen Stärkekörner von Hyacinthus ist besonders lehrreich für den Einfluss der Berührungsspalten auf die Form der Lösung (siehe Taf. 6, Fig. s).

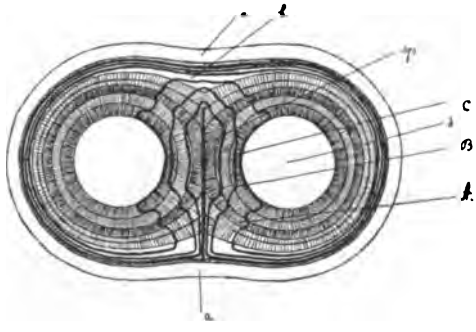


Fig. 26. Schema eines diarchen Stärkekornes mit einseitig weiter gerissener Berührungsspalte und des Lösungsverlaufes dieses Stärkekornes.

Als einfachstes Beispiel, welches jedoch zur Klarlegung der wichtigsten Erscheinungen dieser Spaltenlösung völlig genügt, wollen wir den Fall betrachten, in welchem ein diarches Stärkekorn der Hyacinthe zwischen seinen zwei diadelphischen Körnern eine Berührungsspalte zeigt, die nicht ganz bis zur Peripherie reicht. Das Stärkekorn sei gebaut wie das in Fig. A, Taf. 7, nach der Natur, bei hoher Einstellung gezeichnete, enthalte also im Innern zwei relativ dichte Körner, dabei seien die peripheren Schichten etwas dichter als die zwischen ihnen und den Einschlüssen liegenden Schichtenkomplexe. So gebaute Stärkekörner und ihre Lösungsformen kommen in den äusseren Speicherbasen grosser Zwiebeln der Hyacinthe, im November nicht selten vor, doch sind ähnliche Stärkekörner mit relativ lockeren Einschlüssen ebenfalls häufig. In dem Schema Fig. 26 ist die Berührungsspalte *sp* einseitig, bis zur Schicht *a* weiter gerissen gezeichnet. Wirkt auf die Schicht *a* das Ferment ein, so muss zuerst gleichmässige Lösung dieser Schicht erfolgen, wobei das Korn seine Gestalt nicht verändert. Sobald diese Schicht abgetragen ist, gelangt das Ferment in grösserer Menge in die Berührungsspalte, greift bald die Stärkeschichten seitlich an und erweitert die Spalte sehr schnell, indem die Lösung innerhalb der Spalte relativ mehr Substanz abträgt als an der Peripherie des Kornes. Hierdurch verändert sich die Kontur der Spalte beispielsweise so, wie es durch die Linien *A* und *B* angedeutet wird. Schliesslich gelangt die Fermentlösung zu den dichten, ursprünglich diadelphischen Körnern, den Einschlüssen *d*, welche sie gleichsam nur an der Peripherie angreifen kann, so dass sie lange dem Einflusse des Fermentes widerstehen, dabei immer mehr frei gelegt werden, schliesslich aber mit den peripheren Schichten zugleich oder etwas später, in Lösung gehen. Lösungsstadien von Stärkekörnern, welche mit unserem Schema vergleichbar sind, habe ich in Fig. C, D, E, F, Taf. 7, dargestellt. Bei ähnlich gebauten polyarchen Stärkekörnern geben die vorhandenen Berührungsspalten Veranlassung zur Entstehung komplizierter Spaltensysteme, wie die in Fig. G, Taf. 7, abgebildeten, und können dabei spätere Lösungsstadien auftreten, welche wie Fig. H, Taf. 7, aussehen.

Selbstverständlich ändert sich die Lösungserscheinung eines diarchen Stärkekornes vollkommen, wenn die eingeschlossenen, ursprünglich diadelphischen Körner, welche durch die Spalte getrennt werden, erheblich weniger dicht sind als die sie umschliessenden gemeinsamen Schichten; bei der Lösung

Digitized by Google

solcher Körner wird deren Zentrum ausgehöhlt, wie es in Fig. J, Taf. 7, dargestellt ist.

Es wird das Gesagte genügen, das Prinzip zu erläutern, nach welchem bei vorhandenen Berührungsspalten die Lösung verlaufen muss.

Es ist nur noch die Frage zu erörtern, ob sich die durch Spannungserscheinungen entstandenen Spalten, infolge innerer Lösung erweitern, ehe die Spalten die Peripherie erreichen. Es gilt für diese Frage dasselbe, was für die zentralen Risse zu sagen ist, und werde ich dort auf sie zurückkommen.

Dass in einem Stärkekorn nur Berührungsspalten und ihre Fortsetzungen vorkommen, ist nicht selten, tritt auch bei den Stärkekörnern der Hyacinthe ein; noch häufiger aber finden sich bei fast kugeligen diarchen oder oligarchen Stärkekörnern zugleich vom Zentrum der eingeschlossenen Einzelkörner ausgehende zentrale Risse ein, und dann wird die Lösungserscheinung selbstverständlich noch komplizierter.

Ich will schliesslich noch auf eine Struktureigentümlichkeit mancher Stärkekörner aufmerksam machen, welche hier und da bei der Lösung eines Stärkekornes zu einer scheinbar etwas von der Regel abweichenden Erscheinung führen könnte; ich meine die Berührungsflächen, welche beim Zuwachsen kleiner Einbuchtungen junger Stärkekörner entstehen können. Wir finden eine solche Fläche z. B. in Fig. Lα, Tafel 1, angedeutet.

3) Die Lösung der mit radialen Rissen versehenen monarchen Stärkekörner, nicht austrocknender Pflanzenteile.

Wie wir wissen, kommen radiale, vom Zentrum nach der Peripherie strahlende, in der Nähe des Zentrums relativ weite Risse besonders häufig bei zentrischen, monarchen Stärkekörnern vor, können jedoch auch bei exzentrischen, monarchen und in den Einschlüssen der oligarchen und polyarchen Stärkekörner auftreten.

Zur Erklärung des Einflusses, welchen derartige Risse auf die Lösungserscheinungen der Stärkekörner ausüben, wollen wir zuerst den einfachen Fall betrachten, in welchem sich zwei das Zentrum durchbrechende Risse kreuzen, die in einem ziemlich gleichmässig geschichteten, kugelförmigen, monarchen, zentrischen Stärkekorne entstanden sind. Solche Stärkekörner, wie eins in Fig. M, Taf. 7, dargestellt und dem Schema Fig. 27 zu Grunde gelegt wurde, findet man im November hier und da bei Cyrtodeira. Im allgemeinen stellen sich allerdings zahlreichere Risse in diesen Körnern ein, welche entweder alle das Zentrum durchbrechen oder von den das Zentrum durchsetzenden Rissen als Zweige ausgehen.

In dem Schema Fig. 27 durchbricht keine der beiden Risse *s* und *r* anfangs die Oberfläche des Stärkekornes. Der Riss *s*, welcher am weitesten nach der Peripherie vordringt, soll, von oben gesehen, etwas schmäler sein, wie das auch aus Fig. 28 *s* hervorgeht. Der Riss *r*, welcher im ganzen rechtwinkelig zu dem Riss *s* gestellt ist, ist in Fig. 28 von der Fläche gezeichnet. Der Rand des Risses *s* (Fig. 28) erscheint infolge der radialen Leistchen, welche die Rissflächen bedecken, gezackt.

Tritt Lösung ein, so werden zuerst alle peripherischen Schichten, welche nicht von den Rissen getroffen sind, hinweggelöst, ohne dass eine Aenderung der Gestalt des Stärkekornes eintritt. Da diese Lösung sehr langsam vor sich

Digitized by Google

geht, ist es nicht unwahrscheinlich, dass das hier und da im Riss enthaltene Ferment eine geringe Erweiterung des letzteren bewirkt. In Fig. L, Taf. 7, ist ein Stärkekorn gezeichnet, dessen die Peripherie nicht erreichende Risse äusserst weit waren und sich in Glycerin nicht schlossen und wahrscheinlich durch Ferment erweitert waren. Ist die Stärkemasse bis zum Beginne der längsten Risspartie hin abgetragen, so dass das Ferment und die Lösungsprodukte leicht in die Risse ein- und aus ihnen heraustreten können, so beginnt eine schnelle Erweiterung des Risssystems in der durch die schwarzen Linien des Schemas angedeuteten Form. Die Leistchen der Rissfläche, welche von der strahligen Struktur des Sphärokrystalles herrühren, gehen bei der Lösung nicht verloren und bewirken eine Vergrösserung der Angriffsfläche des Fermentes, während in unserem Beispiele die Schichtung wenig flächenvergrössernd wirkt.

Da das Stärkekorn zugleich von aussen und innen angegriffen wird, so nähern sich die Enden der sich selbst verlängernden Risse etwa in demselben Masse der Peripherie, wie sie sich verbreitern, und es tritt Oeffnung des Risses an mehreren Stellen ein, ohne dass vorerst Zerfall des Kornes erfolgt; erst zuletzt, wenn nur noch kleine Reste der Kornachtel übrig sind, trennen sich diese und werden einzeln gelöst.

Im Wesen gleich, in der Form komplizierter werden die Risslösungen, wenn sich die Zahl der Risse vergrössert. Auch hier ist die Form der zentralen Lösung wesentlich abhängig vom Baue der Schichten der in Lösung gehenden Körner, aber bei Berücksichtigung dieses Baues leicht zu verstehen.

Fig. 27.

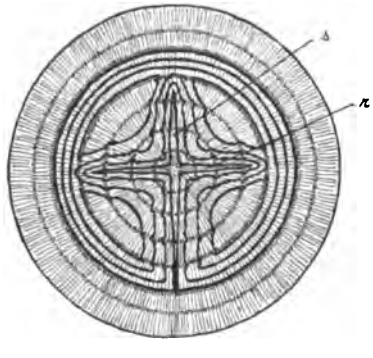


Fig. 28.

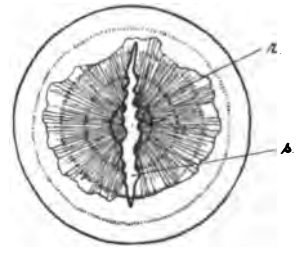


Fig. 27. Schema eines Stärkekornes von Cyrtodeira, mit 2 sich rechtwinkelig kreuzenden, die Peripherie anfangs nicht durchbrechenden Rissen. Die weniger dichten Schichten sind dunkler schattiert. Die schwarzen, dicken Linien geben die Umrisse der successiven Lösungszustände an.

Fig. 28. Schema desselben Kornes (Fig. 27), welches in der Lösung so weit fortgeschritten ist, dass der Riss *s* geöffnet wurde. Man sieht zugleich auf die durch radiale Leistchen gestreifte Fläche des Risses *r*.

4) Die Kanalbildung und die Kanallösung bei den zentrisch gebauten Stärkekörnern der austrocknenden Endosperme und Keimlinge.

In den Stärkekörnern mancher Endosperme und Cotyledonen, vorzüglich der Endosperme der Gramineen finden sich beim natürlichen Austrocknen des Endosperms Spalten ein, welche in der Peripherie der Körner am

Digitized by Google

weitesten sind und nach dem Zentrum zu strahlen. Solche Spalten entstehen z. B. sehr häufig in der scharfen Kante der Stärkekörner von Hordeum (Fig. M *d'*, Taf. 1), wo, infolge der Form des Kornes und der Stellung der Krystallfasern, die beim Eintrocknen entstehenden Spannungen besonders stark sein müssen und leicht durch Spaltenbildung beantwortet werden können. Diese Spalten beeinflussen die Lösungserscheinungen in ganz der gleichen Weise wie geöffnete Risse.

Ausser diesen Spalten finden sich in den Stärkekörnern von Hordeum auch normale Risse, welche hier und da schon in den Körnern des noch nicht völlig reifen Endosperms entstehen und durch das Trocknen verstärkt werden, meist sich aber erst während der definitiven Lösung der Stärkekörner ausbilden (Taf. 1, Fig. J *b' β*).

Den in Rede stehenden Stärkekörnern sind nun ferner eine bisher noch nicht in Betracht gezogene Art von Diskontinuitäten eigen, die wir Kanäle genannt haben. Sie finden sich z. B. schön ausgebildet bei Hordeum, Zea Mais und Sorghum vulgare; für die letzteren Stärkekörner habe ich die Erscheinung schon 1886 (Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, Bd. IV, S. 345 und Taf. 20) besprochen. Diese Kanäle entstehen stets erst während der energischen Einwirkung des Fermentes auf die Stärkekörner, und zwar sowohl in der lebenden Zelle als ausserhalb der Zelle, sowohl an noch unreifen, feuchten, als an fertigen, trockenen Stärkekörnern.

Sie treten zuerst als äusserst feine, die Schichten senkrecht durchbrechende, also der Hauptrichtung der Trichiten folgende, linienförmige, annähernd gerade Kanälchen auf, welche in der Peripherie des Stärkekornes beginnen und mehr oder weniger tief in das Korn hineinreichen. Sie sind ihrem Ursprung nach als kanalförmige Risschen aufzufassen, welche infolge der grobtrichitischen Struktur und des Wechsels der Spannungsverhältnisse leicht entstehen, aber nur da hervortreten, wo sie von dem das Stärkekorn durchtränkenden Fermente durch Herauslösen der Trichite erweitert werden. Die Erweiterung dieser linienförmigen Risschen oder Kanälchen (Fig. M *c α*, Taf. 1, und P[1], Taf. 8) erfolgt in verschiedener Weise. Im allgemeinen bleibt ihr Querschnitt ungefähr kreisförmig; kann sich jedoch auch hier und da ein klein wenig länglich oder unregelmässig ausbilden.

In Fig. 29 ist zur Erläuterung des weiter zu Sagenden ein Schema eines mit Kanälen versehenen Stärkekornes von Zea Mais abgebildet; das Schema, in welchem die schwarzen Striche die Interstitien zwischen den durch die weissen Linien dargestellten Trichiten andeuten sollen, versinnbildlicht also ein Stärkekorn mit relativ lockerem Zentrum und dichterer Peripherie, sowie mit zarten, lockersten Schichten. Neben diesem Schema sind die eben erwähnten Querschnittsbilder *a*, *b*, *c* der Kanäle dargestellt.

So lange die Stärkekörner keine Risse oder Spalten aufweisen, bleibt ein durch sehr langsame Erweiterung einer linienförmigen Pore (*O*, Fig. 29, mit der Querschnittform *α*) entstandener Kanal cylindrisch, im allgemeinen überall gleich weit, oder erweitert sich aussen etwas (*3* und *2* der Fig. 29 u. Fig. J *a α*, Taf. 1); es ist dies erklärlich aus dem Zusammenwirken der leichteren Angreifbarkeit der inneren Schichten und der relativ energischen Wirkung des Fermentes in der Nähe der Kanalöffnung. Treten im Innern des Kernes jedoch Risse auf, so

Digitized by Google

sieht man meist eine Erweiterung des zentraler gelegenen Teiles der Kanäle eintreten (Fig. 29, *3*), weil dann auch Ferment von den Rissen aus durch die poröse Masse des Kornes nach dem centraler gelegenen Teile des Kanales gelangt, so dass die leichtere Angreifbarkeit der centralen Partie des Stärkekornes zur vollen Wirkung kommt. Schliesslich treten die Risse (*r*) mit den Kanälen in Verbindung (Fig. 29, *4*), und wenn auch noch Spalten hinzukommen, so erscheint ein solches Korn höchst mannigfaltig durchbohrt. Alle Kanäle, Risse und Spalten erhalten seitliche Furchen infolge der leichteren Angreifbarkeit der weniger dichten Schichten, welche den für die Sphärite der Gentianose in Fig. 2, Taf. 9, Bot. Zeitung 1881 abgebildeten Furchen gleichwertig sind.

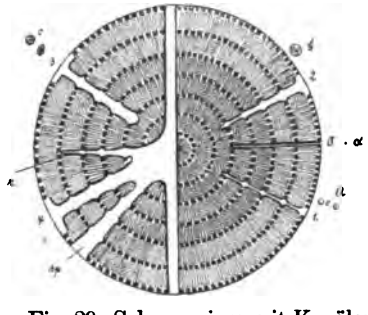


Fig. 29. Schema eines mit Kanälen versehenen Stärkekornes von Zea Mais. α Pore im optischen Längsschnitt; *o* deren Querschnitt. 1, 2, 3, 4 erweiterte Poren; *a*, *b*, *c* deren Querschnittformen. *r* Riss. *sp* Spalt. Die Struktur ist hier in der Weise dargestellt, dass die schwarzen Striche als Zwischenräume aufzufassen sind, die dazwischen liegenden weissen Stäbe ungefähr in Dicke und Lage den Krystallfasern entsprechen. In den weniger dichten Schichten sind also die Zwischenräume zwischen den Krystallstäben relativ gross.

Die Stärkekörner des Gerstenendosperms werden in den Zellen in drei Tagen aufgelöst. Diese schnelle Lösung erfolgt, unter dem Einflusse des sehr kräftigen Fermentes des Gerstenendosperms, unter Bildung zahlreicher, die Angriffsfläche für das Ferment stark vergrössernder Spalten, Risse und sehr zahlreicher Kanäle. Diese Verhältnisse bewirken es, dass die äusseren Schichten des Stärkekornes bis zur vollendeten Lösung der Stärkekörner nur wenig abgetragen werden. Die Kanäle bleiben dabei relativ eng. Am schnellsten schreitet die Lösung von den Flächen der schon vom Anfange an weiteren Spalten und Risse aus vorwärts; die auftretenden Furchen dieser Flächen täuschen ein Stärkerhervortreten der Schichtung der Stärkekörner vor (Fig. N *d'''* u. Fig. M *d*, Taf. 1).

Bei den sich mit Jod rot färbenden Stärkekörnern von Sorghum vulgare, welche die radialtrichitische Struktur sehr deutlich zeigen, treten die Poren bei der Lösung äußerst zahlreich auf (Fig. Q und R, Taf. 7), so dass das Stärkekorn bald feinstrahlig porös erscheint. Die zwischen den Trichiten dieser Sphärokrystalle hinlaufenden Kanälchen sind so zahlreich, dass das ganze Korn bald in lauter Stäbchen gegliedert erscheint (Fig. S auf Taf. 7).

5) Herauslösung der relativ wenig dichten Schichten aus den Stärkekörnern.

Schliesslich muss ich nochmals besonders auf eine Erscheinung aufmerksam machen, welche ich schon bei allen Fällen der Lösungserscheinungen mit berücksichtigt habe, nämlich auf die bevorzugte Schichtenlösung von Poren, Rissen und Spalten aus. Sie tritt nur in seltenen Fällen sehr auffallend auf, so, dass dichtere innere Partien geradezu isoliert werden. Ich fand solche Fälle nicht selten bei Stärkekörnern der Hyacinthe.

Die in dem Obigen besprochenen, bei der Lösung der Stärkekörner auftretenden Vorkommnisse:

1) die äussere Lösung, welche die der Oberfläche des Stärkekornes bildenden Krystallfasern entfernt,

Digitized by Google

2) die Lösung von den Berührungsspalten aus, welche die Oberfläche der Einschlüsse hinwegnimmt,

3) die Lösung von den zentralen Rissen aus, welche die den Rissflächen mit ihren Längsachsen parallel gestellten Krystallfasern von den Rissflächen aus entfernt,

4) die Lösung von den Spalten aus, welche von der Peripherie der Stärkekörner beginnen,

5) die Lösung von den Kanälen aus,

6) die Lösung von Schichtenhöhlen aus, welche durch die bevorzugte Lösung relativ wenig dichter Schichten von Rissen, Spalten, Berührungsspalten und Poren aus entstanden,

7) die innere Lösung, welche alle Krystallfasern eines Stärkekornes annähernd gleichmässig und gleichzeitig trifft,

sind alle vorauszusehen, wenn man die Stärkekörner als Sphärokrystalle der Stärkesubstanz betrachtet, und andere Erscheinungen sind nach dieser Anschauung nicht zu erwarten. Ich habe deshalb die Ueberzeugung, dass meine Darstellung das Wichtigste enthält, was für das Verständnis aller in den Pflanzenzellen vorkommenden Lösungserscheinungen der Stärkekörner in Betracht kommen kann.

6) Die Bedeutung der Berührungsspalten, Risse und Kanäle für die Schnelligkeit der Lösung der Stärkekörner und für die Biologie der Pflanzen.

Nach den in diesem Kapitel gemachten Auseinandersetzungen hat die Pflanze zwei Mittel, die Schnelligkeit, mit welcher eine bestimmte Gewichtsmenge Stärke in Lösung gebracht wird, zu erhöhen, erstens Steigerung der Fermentwirkung und zweitens eine Vergrösserung der Oberfläche der Stärkemasse.

Nach dem, was man über die relativ geringe Fermentwirkung mancher Blätter weiss, ist es von vornherein nicht unwahrscheinlich, dass die Oberflächenvergrösserung, welche durch die Verkleinerung der Stärkekörner zustande gebracht wird, für die Schnelligkeit der Stärkelösung in der Pflanze von hervorragendster Bedeutung ist. Vergleicht man die Oberfläche, welche 1 g Stärke in den Stärkekörnern der Palissadenzellen eines Laubblattes der Kartoffel und in den Stärkekörnern von Cyrtodeira besitzen, miteinander, so wird es leicht erklärlich, wie bei einer relativ geringen Fermentwirkung eine relativ so schnelle Lösung der Stärkekörner in den Laubblättern erreicht werden kann.

Das Auftreten vieler kleiner Stärkekörnchen in den Chloroplasten der Laubblätter erscheint als eine zweckmässige Einrichtung, da sie die Entfernung der störenden transitorischen Stärke aus den Assimilationszellen erleichtert. Auch in anderen Fällen, wo eine grössere Schnelligkeit der Lösung der Stärke für die Pflanzen zweckmässig erscheint, findet man sehr kleine Stärkekörnchen, z. B. bei vielen schnell keimenden Samen.

Ganz ähnlich wie die Verkleinerung des Durchmessers der Stärkekörnchen wirkt nun auch die Entstehung von Rissen und Spalten der Stärkekörner, von denen wir in diesem Kapitel sprachen, und es wird wohl allgemeine Regel sein, dass da, wo man relativ grosse Stärkekörner und eine grosse Schnelligkeit des

Digitized by Google

Lösungsprozesses dieser Stärkekörner in einem Pflanzenteil bei mässig starker Fermentwirkung findet, die Stärkekörner dieses Pflanzenteiles stärkere Rissbildung etc. aufweisen.

S. Die Entstehung der Schichtung der Stärkekörner.

Wie ich in Kapitel F dargelegt habe, sind die Stärkekörner, wie viele Sphärokrystalle anderer Kohlehydrate, aus Schichten aufgebaut, welche hauptsächlich dadurch sichtbar werden, dass sie abwechselnd relativ locker und relativ dicht gebaut sind, ähnlich wie es grob schematisch in Fig. 1 dargestellt wurde. Zugleich können diese Schichten auch aus α-Amylose und β-Amylose sowie aus Amylodextrin in verschiedenen Verhältnissen zusammengesetzt, substantiell also mehr oder weniger verschieden sein.

Bei den Sphärokrystallen einer einzigen Substanz, welche in einer homogenen Mutterlauge wachsen, kommen diese Schichtungen, wie wir sahen, dadurch zustande, dass sich die Sättigungsverhältnisse oder auch andere Verhältnisse der Mutterlauge durch irgend eine Ursache periodisch ändern; es braucht dabei ein Stillstand des Wachstums oder eine teilweise Lösung des Sphärokrystalles nicht einzutreten. Tritt letztere ein, so wird, vorzüglich wenn sich die Form des Sphärokrystalles bedeutend dabei ändert, die Schichtung eine ihrer Struktur nach besonders auffallende werden können, wie wir das bei dem in Fig. 4 schematisch dargestellten Eisenchloridkrystalle sahen.

Auch bei den Stärkekörnern sind es Schwankungen, die in dem Zustande der Mutterlauge, des Chromatophors, eintreten, welche die Schichtung der Stärkekörner bedingen. Es geht das mit Sicherheit bei Vergleichung der Biologie der Pflanzenteile, welche gewisse Stärkekörner beherbergen, mit den in diesen Stärkekörnern entstehenden Schichten hervor.

Als ich Stecklinge von Pellionia (siehe die Monographie von Pellionia) aushungerte, so dass die Stärkekörner alle so weit gelöst waren, dass nur offene Schichten an ihnen zu sehen waren (Fig. s, Taf. 5), hierauf abwartete, bis die erste Anlagerung begann (Fig. s'), und dann an Stärkekörnern, deren Chromatophor sich verschoben hatte, die grösste Zahl der im Laufe weiterer Tage entstehenden Schichten feststellte, fand ich, dass jedem Tage eine dicke dichte, jeder Nacht eine dünne lockere Schicht entsprach (Fig. x'', Fig. x'). Die Grenze des mit offenen Schichten versehenen Kornes wurde durch eine schwach lichtbrechende Schicht gebildet. Am Tage assimiliert das Blatt des Stecklings und sendet reichlich Zucker zu den Chromatophoren; die Folge davon ist, dass das Chromatophor reichlich Stärkesubstanzen bildet, das Wachstum der Schicht regelmässig fortschreitet; es entsteht so eine dicke, dichte Schicht. Des Nachts tritt Mangel an Zucker ein; wenn nicht partielle Lösung der Schicht erfolgt, so erfolgt doch jedenfalls unregelmässigeres, schwaches Wachstum der Trichite; es entsteht eine Schicht und diese wird locker und dünn. Die erste (innerste) Schicht ist hier dünn und locker, weil in diesem Falle die Stärkebildung erst unregelmässig und langsam begann, bis sie an einem Tage einen energischeren Verlauf nahm.

Digitized by Google

Die primären Stärkekörner der jungen Speichersprosse von Adoxa moschatellina, welche ungefähr im Juni heranwachsen, sind relativ grob geschichtet, wie es in Fig. 35 dargestellt ist. Diese grobe Schichtung entspricht den relativ groben biologischen Schwankungen, welche in den stärkebildenden Zellen herrschen müssen. Die Zufuhr an Zucker ist sehr energisch durch die kräftige Assimilation der Laubblätter der Pflanze; sie wird aber oft schroff und längere Zeit herabgemindert, wenn eine neue Speicherschuppe kräftig heranwächst oder ein neuer Spross entsteht. Da jede Zelle einer Speicherschuppe um so energischer Zucker ansaugt und um so schwieriger Zucker abgiebt, je jünger sie ist, so sind die Schichten der jungen Stärkekörner anfangs zarter und werden erst in alten Körnern relativ grob. Da alle Zellen einer Speicherschuppe annähernd unter denselben Einflüssen bezüglich der Zuckerzufuhr und -ableitung stehen, so sind auch die kräftigsten Schichten in fast allen Stärkekörnern einer Speicherschuppe gleichsinnig angeordnet.

Lässt man jedoch die Stärkekörner der Speicherschuppen von Adoxa unter Verhältnissen heranwachsen, welche zu einer schwachen Zufuhr und zu einem schwachen Wechsel der Zufuhr von Zucker oder Bildung der Stärkesubstanzen in dem Chromatophor führen, so erhalten diese Stärkekörner eine zarte und gleichmässige Schichtung.

Ich bewirkte diese Verhältnisse in der Weise, dass ich im Juli junge Speichersprosse (Fig. 88) von Adoxa mit der Spitze zur Hälfte in Erde steckte und das hintere Ende der Sprosse beleuchtete. Die Spitze der Sprosse wuchs so langsam weiter, bezog ihre Nährstoffe aus der Basis des Rhizomes und erzeugte Stärkekörner in den Speicherschuppen, welche äusserst gleichmässig und zart geschichtet waren (Fig. 92), und deren Schichten in einer Anzahl gebildet worden waren, welche ungefähr der Zahl der Tage und Nächte entsprach, die seit ihrer Anlage verflossen waren. Fast eben so zart wurden die Schichten der Stärkekörner in Speicherschuppen des Rhizoms Fig. 51, welche während der Entwickelung des ersten Laubblattes im Boden heranwuchsen, wie es in Fig. 57 dargestellt ist.

Den gleichen auffälligen Zusammenhang zwischen Schichtung und Biologie der Stärkekörner kann man auch bei Untersuchung junger und alter Speicherbasen der Hyacinthenzwiebel leicht erkennen, überhaupt in allen Fällen nachweisen, in denen man über die biologischen Verhältnisse einer stärkeführenden Pflanze in jeder Einzelheit genau unterrichtet ist.

Im allgemeinen werden wir also dann finden, dass bei gleichmässiger und energischer Kondensationsarbeit, Stärkesubstanzen-Erzeugung des Chromatophors, das in ihm wachsende Stärkekorn eine relativ dichte Schicht aufgelagert erhält, deren Dicke abhängig ist von der Dauer der Stärkeerzeugung. Tritt danach ungleichmässige und langsam vor sich gehende Stärkesubstanzen-Erzeugung in dem Chromatophor ein, so wird eine lockerere und, bezogen auf gleiche Zeit der Bildung, dünnere Schicht der Stärkesubstanzen aufgelagert.

Da in vielen Fällen die Zeiten der schwächeren und stärkeren Kondensationsarbeit ungefähr gleich lang sind, z. B. überall, wo die Assimilationsarbeit der Laubblätter Tagesperioden bedingt, so ist es nicht selten, dass die lockeren Schichten relativ dünn, die dichteren relativ dick sind. So finden wir es z. B. bei den in den Chloroplasten wachsenden Stärkekörnern von Pellionia,

Digitized by Google

von Dieffenbachia, von Oxalis Ortgiesi, auch in den Stärkekörnern von Hordeum, von Zea, der Kartoffelknolle. Es giebt jedoch auch Verhältnisse, unter denen eine unregelmässige und schwache Kondensationsarbeit lange andauert, und dann entstehen auch dickere, schwach lichtbrechende Schichten. Das ist z. B. häufig der Fall nach einer recht erschöpfenden Abfuhr von Nährstoffen aus einem Pflanzenteile und einer langsamen Erholung dieses erschöpften Organes, also nach energischen Lösungsperioden der Stärkekörner, beim Beginn einer neuen Wachstumsperiode des Stärkekornes. Sehen wir uns z. B. die Stärkekörner alter Adoxarhizome an, deren Kern der Rest eines Stärkekornes ist, welches längere Zeit in kräftiger Lösung begriffen war, wie Fig. 87 *c*, so finden wir häufig eine sehr dicke lockere Schicht (*s* in Fig. 87) da, wo die neue Anlagerung beginnt. Eine gleichwertige Schicht sehen wir in Fig. O α, Taf. 2, für Dieffenbachia, und in Fig. 94 für Adoxa. Es ist dies eine während der langsamen Steigerung der Kondensationsthätigkeit der Chromatophoren entstandene Schicht, häufig übrigens auch ein Schichtenkomplex äusserst zarter, lockerer Schichten, welche sich erst bei Anwendung von Reagentien erkennen lassen.

Diese meist sehr auffallenden, an der Grenze von Einschlüssen auftretenden lockeren Schichten, welche also thatsächlich den Perioden kräftiger Lösung folgen und deshalb auch kurz als „Lösungsschichten" bezeichnet werden sollen, hielt ich anfangs für die peripherische Partie der Einschlüsse, welche infolge der inneren Lösung relativ porös geworden sei. Die Untersuchung der Peripherie von Stärkekörnern, welche lange Zeit der lösenden Wirkung der Diastase im Chromatophor ausgesetzt waren, lehrte mich jedoch, wie schon früher beschrieben wurde, dass die Peripherie dieser Stärkekörner niemals von einer relativ lockeren Schicht umgeben ist. Die Diastase dringt wohl in die Stärkekörner ein, bewirkt innere Lösung, aber erzeugt keine scharf abgegrenzte lockere periphere Schicht am Stärkekorne. Desgleichen ergab eine genaue Untersuchung der Schicht an der Grenze von Einschlüssen mit seitlich offenen Schichten, dass die in Rede stehende lockere Schicht ganz homogen erschien. Würde sie durch innere Lösung aus der Peripherie eines Kornes hervorgegangen sein, wie es z. B. den Einschluss von Fig. *c*, 87, oder Fig. U, Taf. 2, bildet, so müssten in der Schicht abwechselnd dichtere und lockere Ringe auftreten.

Wenn auch die innere Lösung bei der Schichtenbildung keine Rolle spielt, so bewirkt sie doch höchst wahrscheinlich ein Porösserwerden aller Schichten derjenigen Stärkekörner, welche lange Zeit in Lösung begriffen sind. Dafür sprechen die Resultate meiner Versuche über die Einwirkung der Diastase auf die Stärkekörner und die Thatsache, dass Stärkekörner der Kartoffel, welche längere Zeit in der keimenden Knolle lagen, schwächer lichtbrechend waren als die Stärkekörner der gleichen ungekeimten Kartoffel (S. 234). Trotzdem scheint dieser Faktor durchaus nicht allein massgebend für das Zustandekommen der Erscheinung zu sein, dass sehr viele Stärkekörner im Zentrum relativ lockere Schichten führen; vielmehr hängt diese Thatsache, welche NÄGELI so sehr in den Vordergrund seiner Erörterung stellte, hauptsächlich damit zusammen, dass viele Stärkekörner in ihrer Jugend unter Verhältnissen wachsen, welche direkt zur Entstehung lockerer Schichten führen müssen.

Im Endosperm von Hordeum wachsen die Stärkekörner unter fortwährender Störung durch die Bedürfnisse der wachsenden Endospermzellen heran; es wird

Digitized by Google

nicht nur das Wachstum der Körnchen fortwährend unterbrochen, sondern es werden viele Körnchen auch periodisch durch periphere Lösung verkleinert, wenn sie der vollständigen Lösung entgehen. So wird die Mitte der Stärkekörner, welche noch Reste früh entstandener Körner enthalten, welche mit anderen Worten wirklich relativ alt sind, stets wenig dicht sein müssen. Stärkekörner von Hordeum, die erst relativ spät ihr Zentrum anlegten, als das Endosperm schon weit im Wachstum vorgeschritten war, sind im allgemeinen dichter gebaut, so alle Kleinkörner. Wahrscheinlich wirkt bei den Körnern von Hordeum auch die innere Lösung als Faktor mit, welcher die zentralen Partieen älterer Körner poröser macht.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Cicer und Phaseolus.

In wachsenden Achsen, z. B. bei Dieffenbachia, liegen die Verhältnisse ebenfalls so, dass diejenigen Stärkekörner, welche während des energischen Wachstums der Zelle, in welcher sie liegen, ihr Wachstum durchführen, innen relativ lockere Schichten besitzen müssen.

Liegen die Verhältnisse hingegen so, dass die Stärkekörner unter gleichmässigen biologischen Bedingungen schnell heranwachsen, so sind alle Schichten, die äusseren wie die inneren, wesentlich gleich dicht. In Fig. y, Taf. 5, habe ich ein Stärkekorn von Pellionia abgebildet, welches in 5 Tagen, unter völlig gleichen Verhältnissen entstanden war; seine zentralen Schichten waren so dicht wie die peripherischen.

Die in den eben heranwachsenden Speichersprossen von Adoxa, also etwa im Juli des ersten Jahres, entstehenden Stärkekörner sind relativ grob geschichtet, aber doch relativ dicht. Bleiben während der Lösungsperiode im nächsten Frühjahre Reste von diesen Körnern erhalten (die dann häufig auch gerade von den dichtesten, widerstandsfähigsten herrühren werden), so wachsen sie weiter und liegen als scheinbare „Einschlüsse" im Zentrum der sekundär vergrösserten Körner, wie das in Fig. 77 und 75 dargestellt wurde. Die im zweiten Jahre angelagerten Schichten sind, in Uebereinstimmung mit der Biologie der die Stärkekörner beherbergenden Zellen, meist poröser als die im ersten Jahre erzeugten. Im zweiten Jahre erhalten ja die alten Speicherschuppen nur die Ueberschüsse an Zucker zugeführt, welche die energisch wachsenden Organe der Pflanze nicht mehr verarbeiten können, und werden fortwährend in Anspruch genommen, wenn irgendwo in der Pflanze Mangel an Kohlehydraten eintritt. Dass diese „Einschlüsse" oft dichter sind als die peripheren Schichten, geht aus dem mikroskopischen Aussehen oft direkt hervor, zeigt sich aber ferner auch bei der Lösung in auffallendem Masse. In den Fig. 84 und 82 sind die Lösungserscheinungen dargestellt. Hier hatte also die innere Lösung, welche während der teilweisen Auflösung des primären Kornes statthatte, die Differenz zwischen der dichten primären Anlage und den sekundären Schichten noch nicht einmal ausgeglichen.

Ich muss hier besonders hervorheben, dass es nicht statthaft ist, die Erfahrung, dass hier die primären Körner bei der Lösung durch innere Lösung nicht merkbar verändert sind, als einen Gegenbeweis für den in anderer Weise bewiesenen Effekt der inneren Lösung zu betrachten und danach zu behaupten, es käme die innere Lösung als strukturbildender Faktor gar nicht in Betracht. Wie ich mich durch das früher angeführte Experiment mit den

Digitized by Google

Kartoffelknollen überzeugt habe, ist der Effekt der inneren Lösung ein sehr geringer, aber deutlich erkennbar, wenn ein monoton herangewachsenes dichtes Stärkekorn eine genügend lange Zeit der invertierenden Wirkung der Chromatophorendiastase ausgesetzt ist. Die Differenz zwischen der Dichtigkeit der verschiedenen Schichten verschiedener Stärkekörner ist aber, wie die direkte Beobachtung lehrt, oft eine ungemein viel grössere als die Differenz zwischen einem monatelang mit Diastase behandelten oder der lösenden Wirkung der Chromatophoren, der Chromatophorendiastase, ausgesetzten und einem nicht behandelten Stärkekorn, so dass die für Adoxa gefundene, in Rede stehende Thatsache sehr leicht erklärlich ist. Ausserdem ist besonders zu betonen, dass die innere Lösung einen viel ausgiebigeren Einfluss dann ausüben muss, wenn die Diastase, während des Heranwachsens des Stärkekornes auf jede der dünnen, eben aufgelagerten Schichten direkt eine Zeitlang ihren Einfluss ausübt.

Stärkekörner mit relativ dichten zentralen Schichtenkomplexen fand ich ferner noch sehr schön und häufig bei der Hyacinthe (Fig. A, C, D, E, F, Taf. 7), bei den rein sekundären Körnern von Adoxa (Fig. 82, *sp*), Oxalis (Taf. 9, D) und in vielen anderen Fällen. Ueberall wird das Vorkommen aus der Biologie der betreffenden Zelle verständlich.

Nach dem vorher Mitgeteilten und dem in den früheren Kapiteln Gesagten wird es uns nun leicht sein, die Form der Schichtung eines jeden Stärkekornes zu erklären.

Im allgemeinen ist die Form der Schichtung eines Stärkekornes, welches wir in einem bestimmten Momente seines Wachstums beobachten, entweder allein von den während eines kontinuierlichen Wachstums vorgekommenen Schwankungen in der Zufuhr des Krystallisationsmaterials und der Form, welche die Mutterlauge, das Chromatophor, während des Wachstums besass, oder von diesen Faktoren und den durch die Lösung periodisch und mehr oder weniger oft hervorgebrachten Formveränderungen des Stärkekorns abhängig. Um einige der früher schon besprochenen Prinzipien einmal im Zusammenhang zu betrachten, wollen wir uns die Wachstumsgeschichte eines Stärkekornes von Adoxa kurz vorführen.

Bei den monoton heranwachsenden Stärkekörnern der jungen Speichersprosse sehen wir, entsprechend der Form des Chromatophors, exzentrische Schichten entstehen. Solange nicht die geringste Menge der wachsenden Schichten durch Lösung entfernt wird, bleiben alle Schichten des Kornes, die dichteren und lockeren, völlig geschlossen. Man erkennt, bei Anwendung eines passenden Einschlussmittels (Salicylsäure-Methylestermischung), dass die Schichten an der Spitze der Körner (Fig. 34) zwar sehr zart, aber völlig geschlossen verlaufen und sich nach der Basis zu, entsprechend der Form des Chromatophors, mehr und mehr erweitern. Die Schichten verhalten sich also dann so, wie es deutlich an den inneren Schichten der Fig. U auf Taf. 4 für Pellionia dargestellt ist, nur sind die Schichten an der Spitze des Kornes von Adoxa relativ viel dünner. Wenn das Korn von Adoxa grösser wird, die Speicherschuppe, welche es beherbergt, hier und da von jüngeren Speicherschuppen schon in der Konkurrenz um die Stoffzufuhr übertroffen wird, dann treten hier und da ganz kurze Perioden der Lösung auf, während welcher von den Stärkekörnern ringsum

Digitized by Google

von der Peripherie eine annähernd gleichmässige Schicht von Substanz weggenommen wird, die nur an der Basis etwas mächtiger ist. So kommt es, dass eine oder mehrere Schichten seitlich geöffnet werden. Werden diese durch Lösung geöffneten Schichten wieder von geschlossenen umlagert, so liegen schliesslich in der Peripherie dieser Adoxa-Stärkekörner einzelne offene zwischen zahlreichen geschlossenen Schichten. Zuletzt, wenn das Stärkekorn seine normale Grösse erreicht hat, tritt oft kräftige Lösung der Basis des Kornes ein, wodurch das Korn zugespitzt wird und die Schichten der Basis seitlich geöffnet werden (Fig. 35). Seitliche Oeffnung der meisten oder aller Schichten tritt erst ein, wenn eine lange fortgesetzte Lösung der Stärkekörner erfolgt, hier also in der Hauptlösungsperiode der Adoxa-Stärkekörner. Solche Stärkekörner, bei welchen zahlreiche oder alle Schichten geöffnet sind, sind z. B. in Fig. 56 *b* und *a* skizziert; in Fig. G, Taf. 4, Fig. H β, Fig. d und Fig. s, Taf. 5, sind ähnliche Stärkekörner von Pellionia abgebildet, in Fig. N, Taf. 8, ein solches aus der Kartoffelfrucht. Durch diese weitergehende Lösung wird häufig auch die Form der Stärkekörner und während derselben die des Chromatophors wesentlich verändert, so dass dann, wenn nach einer grossen Lösungsperiode das Stärkekorn weiterwächst, die Form des Kornes eine eigentümliche wird (Fig. 77 *d*).

Die Perioden stärkster Lösung werden übrigens durchaus nicht immer in den wachsenden Stärkekörnern aufgezeichnet. In Fig. 87 habe ich 3 Stärkekörner dargestellt, welche aus ein und derselben Zelle stammen und deshalb gleichsinnig geschichtet erscheinen. Das Korn *a* ist, als die durch die innerste Lösungsschicht (*s*) gekennzeichnete Lösungsperiode vorüber war, kugelförmig und zentrisch geschichtet gewesen, so dass keine Schicht geöffnet wurde, und sich die Lösungsschicht *s* direkt an die aufgelagerten Schichten in ihrer Form anschliessen konnte. Ganz anders verhält es sich bei dem Korn *c*; dort steht die innerste Lösungsschicht fast rechtwinkelig zu den Schichten des „Einschlusses". Weil bei konzentrisch geschichteten Stärkekörnern bei der Lösung die ganzen Schichten gleichmässig abgetragen werden, so ist es bei diesen Körnern also nicht möglich, Schichten mit Sicherheit aufzufinden, welche unzweifelhaft nach starken Lösungsperioden entstanden sind, sobald man die Entwickelungsgeschichte nicht genau studiert, vorzüglich auch deshalb nicht, weil nach starken Lösungsperioden nicht immer besonders dicke „Lösungsschichten" entstehen. Letzteres geht genügend deutlich aus der Vergleichung der Skizzen Fig. 79 und 87 hervor, in denen die Lösungsschichten relativ sehr verschieden dick abgebildet sind. Bei exzentrisch geschichteten Stärkekörnern wird man übrigens selbst kurze Lösungsperioden dadurch verzeichnet finden, dass die Lösung fast stets zur seitlichen Oeffnung der basalen Schichten führt. Wo man also in den exzentrisch geschichteten Stärkekörnern mit Sicherheit seitlich geöffnete, also nicht rings geschlossene Schichten findet, rühren diese davon her, dass nach ihrer Entstehung eine Lösungsperiode eintrat, welche den oberen Teil der Schichten entfernte. So kann man z. B. derartige Schichten häufig in den Stärkekörnern der Kartoffelfrucht und Kartoffelknolle nachweisen, welche zeigen, dass scheinbar monotone Körner dennoch eigentlich polyton sein können und oft äusserst zahlreiche Lösungsperioden durchmachen mussten, während die Zellen, in denen sie wuchsen, sich vergrösserten.

Digitized by Google

Ein Adoxakorn kann dann ferner noch einen komplizierteren Bau dadurch erhalten, dass sein Chromatophor neben ihm neue Stärkekörnchen bildet, diese ihm anlagert (Fig. 77 *d*), ja sogar mit neuer Schicht umschliesst.

In welcher Weise die chemische Natur der vom Chromatophor gebildeten Stärkesubstanzen sich mit den Perioden energischer Kondensationsthätigkeit und schwächerer Kondensationsthätigkeit ändert, wird sich erst näher feststellen lassen, wenn die Chemie der Stärkekörner noch besser durchforscht ist. Im allgemeinen ist zu vermuten, dass die dichteren Schichten meist relativ reich an α-Amylose sein werden, das Amylodextrin in den lockersten Schichten eines Stärkekornes relativ am reichlichsten auftreten wird, da ein und dasselbe Chromatophor wohl bei energischster Kondensationsarbeit auch die Wasseranziehung am weitesten treiben wird. Dagegen ist es möglich, dass es Stärkekörner giebt, die nur Amylodextrin oder Amylodextrin und β-Amylose enthalten, da nicht jedes Chromatophor das gleiche hohe Kondensationsvermögen besitzt.

Digitized by Google

IV. Biologische Monographieen.

T. Monographie der Stärkekörner der Speichersprosse von Adoxa moschatellina L.

a) Die normale Biologie von Adoxa.

Adoxa ist ein vorzügliches Objekt zur Erkennung des Zusammenhanges, welcher zwischen der Lebensgeschichte eines Pflanzenteiles und der Form und Schichtung derjenigen Stärkekörner besteht, die dieser Pflanzenteil beherbergt.

Die Biologie des Speichersprosses von Adoxa, dessen Stärkekörner wir allein ins Auge fassen, ja die Biologie jeder Einzelzelle dieses Sprosses ist selbstverständlich abhängig von der Biologie aller anderen Organe des Pflänzchens, so dass wir uns zur Erkennung des erwähnten Zusammenhanges, mit der Lebensgeschichte des Adoxa-Pflänzchens genau vertraut machen müssen. Die Biologie von Adoxa ist, hauptsächlich durch die Untersuchungen von Braun, Irmisch, Göbel und Stahl, gut bekannt. Ich benutze das Bekannte und einige kleine von mir beobachteten Ergänzungen zur Schilderung der Lebensgeschichte eines solchen normalen, blühreifen Pflänzchens, wie ich es zu diesen Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner in der Regel ausgewählt habe, und nehme bei dieser Schilderung keine Rücksicht auf die vorkommenden Variationen des morphologischen Sprossschemas der Pflanze.

Ein nach früher (Arthur Meyer, Wissenschaftliche Drogenkunde, Berlin 1892, II, S. 2) mitgeteilten Prinzipien gezeichnetes Sprossschema (Fig. 30) ist zur Erleichterung des Ueberblickes beigefügt.

Ungefähr 3 Wochen vor der Blütezeit, also etwa in der ersten Märzwoche, besteht ein solches Pflänzchen aus einem unterirdisch und horizontal liegenden relativen Hauptsprosse (*H*), an dessen Spitze eine unbegrenzt wachsende Knospe (∞) sich bildet. An dieser Achse stehen alle Blätter zweizeilig alternierend, auf den Flanken, während die reich verzweigte Wurzel (*w*) aus der Bauchseite entspringt. Ungefähr 6 an der Basis sitzende Blätter sind Speicherschuppen (*s 1—6*); dann folgen 4 Laubblättchen (*l 1—4*), von denen das älteste, etwa 2,5 cm lange seine Spreite entfaltet hat, während das jüngste erst 2 mm

Digitized by Google

lang ist. Die Achse ist, soweit sie die Speicherschuppen und die Laubblätter trägt, etwa 3 mm dick, ihre Spitze ist aber meist schon zu einer einige Centimeter langen, fadendünnen Wanderregion (*wr*) gestreckt, an welcher meist 2 frei gestellte, ganz kleine, schuppenförmige Niederblättchen (*n*) stehen, während 1 bis 2 solcher Niederblättchen noch den Vegetationspunkt der Terminalknospe (∞) umhüllen. In den Achseln der 5 ältesten Niederblätter stehen Knöspchen (*k*), von denen die beiden jüngsten schon zu kurzen Wandersprossregionen (*ws*) ausgewachsen sein können. Die jüngste Speicherschuppe (*6*) trägt in ihrer Achsel einen oberirdischen Zweig, welcher einen rechts links (*rl*) von der Zweigmediane stehenden zweigliedrigen Wirtel von Laubblättern (*2 g*) und einen terminalen, aus 5 Blütenknospen bestehenden Blütenstand (*Bk*) trägt. Die zwei älteren Laubblätter, deren Basis noch mehr oder weniger fleischig ist (l^1 und l^2), lassen auch schon Knöspchen in ihren Achseln erkennen.

Fig. 30. Sprossschema eines normalen Adoxapflänzchens vom Anfang des Märzes.

Bis zur Blütezeit, welche im allgemeinen ungefähr von Mitte März bis Mitte Mai fällt, streckt sich der blühende Zweig vollständig, und entwickeln sich die beiden ältesten Laubblätter mehr und mehr, erreichen aber ihre volle Grösse meist noch nicht. Die Wandersprossregionen strecken sich weiter, so dass die terminale (*wr*) eine Länge von 1—3 dcm erreichen kann. Die jüngsten Niederblätter der Wandersprossregionen beginnen wohl schon hier und da ein wenig fleischig anzuschwellen, doch bleibt die Achse überall noch dünn, und ihre Internodien strecken sich noch.

Ende Mai hört die Streckung der Internodien der Wandersprosse teilweise auf, und es beginnt ihre Spitze sich in eine Speicherregion umzugestalten, indem die Achse anschwillt und die Niederblätter sich stark vergrössern und fleischig werden. Anfangs streckt sich wohl die Achse über einer Speicherregion hier und da wieder, um dann von neuem anzuschwellen, zuletzt jedoch schliessen die Zeige mit einer dicken terminalen Speicherregion, deren Massenzunahme so lange währt, als entwickelte Laubblätter an der Pflanze vorhanden sind. Nicht selten verzweigen sich die unterirdischen Zweige der Pflänzchen aus den Achseln der Niederblätter; die Zweige sind dann ihrer Mutterachse gleich. Zu bemerken ist, dass häufig nach Ende Mai auch noch die Knospen der älteren Speicherschuppen (*n 4, 3, 2, 1*) zu kurzen Zweigen auswachsen. Ende Mai beginnt auch die Ausbildung der Früchte. Anfangs Juni sind die Beeren etwa 6 mm gross und schön grün. Die Laubblätter sind Anfangs Juni häufig alle vier herangewachsen; meist bleiben die zwei jüngsten relativ klein. Die Früchte reifen bei uns sehr selten; die florale Achse stirbt meist noch vor den Laubblättern ab.

Anfangs Juli beginnen die Laubblätter gelb zu werden und sich schliess-

Digitized by Google

lich abzulösen, indem ihr Stiel oberhalb der Scheide fault oder vertrocknet. Die vorjährige Speicherregion (*A*) ist jetzt oft noch völlig erhalten, beginnt aber hier und da schon an der Basis abzusterben; sind die Laubblätter zu Grunde gegangen, so wird sie ganz langsam ausgesogen und stirbt bis September meist vollständig ab.

Von Mitte Juli bis Ende Februar sind die noch lebenden Teile unseres Pflänzchens im Boden verborgen. Während dieser Zeit wachsen die Terminalknospen der Speichersprossregionen fortwährend, zeitweise allerdings sehr langsam, weiter, ihre Nahrung aus der Basis der Rhizome ziehend, in welcher auch die Stärkekörnchen langsam angegriffen werden. Von Mitte Juli bis Mitte August können so 1—2 weitere Speicherschuppen zu halber Grösse herangewachsen und die Anlagen zu den Laubblättern gebildet worden sein.

Mitte August bricht gewöhnlich an der Basis der ältesten der während der „Ruheperiode" entstandenen, langsam heranwachsenden Speicherschuppen eine einzige Wurzel hervor, die sich später reichlich verzweigt.

Die Speicherschuppen wachsen bis Mitte Oktober fast völlig heran; dann ist auch schon die Anlage eines Laubblattes etwa 3 mm lang, und ebenso lang ist der Blütenstand in der Achsel der letzten Speicherschuppe.

Bis Anfang Januar hat sich der Stiel des ersten Laubblattes bis zu ungefähr 2 cm verlängert, während dessen Spreite etwa 6 mm lang ist und der achselständige Blütenstand ungefähr die Länge von 1 cm erreicht hat. Ausserdem sind die Anlagen von 2 weiteren Laubblättern jetzt deutlich sichtbar, welche unter der Erde weiter heranwachsen, bis sie ungefähr Mitte Februar den Boden durchbrechen und sich dann auch durch eigene Kraft zu ernähren beginnen, während sie vorher die Nahrung aus dem basalen Teile des Rhizomes zogen.

b) Die normale Biologie der Stärkekörner der Speicherregion von Adoxa moschatellina.

α) Die Entwickelung grob geschichteter primärer Stärkekörner in heranwachsenden Chromatophoren.

In den Parenchymzellen der Schuppen und der verdickten Achsen der jungen Speicherregionen der Ausläufer von Adoxa entstehen beim Heranwachsen dieser Organe, welche sich, wie wir sahen, während der Zeit von Ende Mai bis Anfang Juli, im Zusammenhange mit den alten Speicherregionen ausbilden, sofort zahlreiche Stärkekörner, welche die Zellen zuletzt völlig ausfüllen. Das Material zur Bildung der Körner wird jetzt noch von den Laubblättern direkt geliefert. Die alte Speicherregion der relativen Hauptachse, welche nur kleine Mengen des von den Blättern erzeugten Stärkeüberschusses aufnimmt und diesen wieder abgiebt, sobald kein Ueberschuss an Assimilationsprodukten vorhanden ist, kann nur einen sehr geringen Einfluss auf die Gestaltungsvorgänge der Stärkekörner ausüben.

Will man die Entwickelungsgeschichte dieser mit den Zellen der „jungen" Speicherregion zugleich heranwachsenden Stärkekörner, welche wir als primäre Stärkekörner des Adoxarhizomes bezeichnen wollen, ergründen, so kann man alle Entwickelungsstadien derselben in einer terminalen Speicherregion der

Digitized by Google

Ausläufer auffinden. Man wählt am besten Speicherregionen mit ganz unentwickelten Internodien, deren 4 bis 6 Speicherschuppen keine Zweige in ihren Achseln tragen.

Die jüngsten Stärkekörner findet man in der jüngsten, die successive älteren in den successive tiefer stehenden Niederblättern und den zu ihnen gehörigen Achsenstücken.

Wir wollen zuerst an einem bestimmten Beispiele das Resultat der Untersuchung kennen lernen.

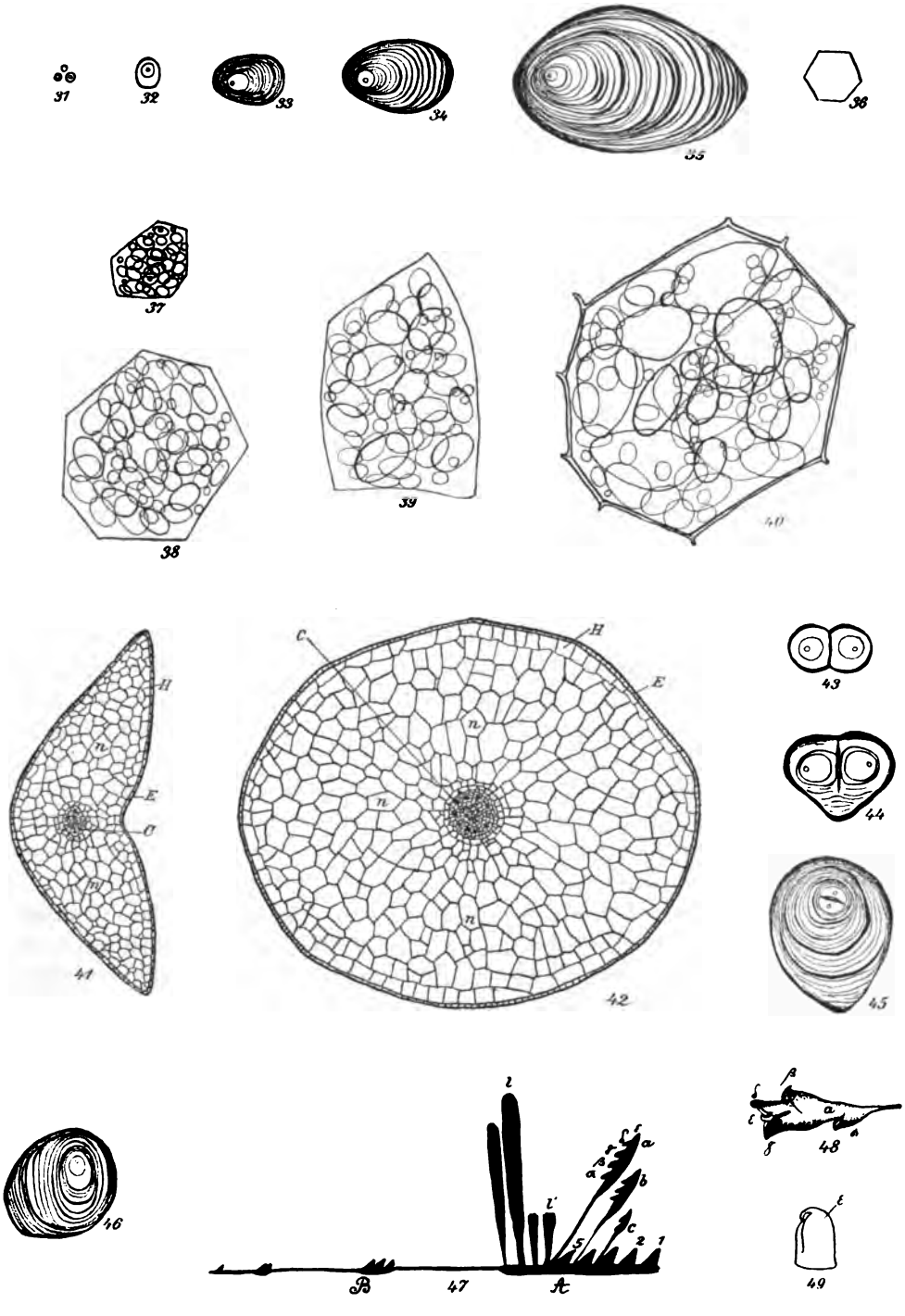
Am 14. Juni wurde eine Pflanze ausgegraben. Die Morphologie derselben ist in Fig. 47 skizziert. Die alte Speicherregion *A* der relativen Hauptachse enthält in den jüngeren Teilen noch ziemlich reichlich sekundäre, in Lösung begriffene Stärke, ihre hintersten Schuppenblätter sind stärkefrei. Die terminale Region der relativen Hauptachse ist zur schlanken, relativ kurzen Wanderregion (*B*) geworden. Zwei kleine Laubblätter *l* sind noch vorhanden, zwei ältere *l'* sind schon abgestorben. Aus den Achseln der Niederblätter *3, 4, 5* entspringen kurze Ausläufer. Die Speicherregion des grössten dieser Ausläufer (*a*) habe ich in Fig. 48 in natürlicher Grösse abgebildet; α, β, γ, δ sind die grösseren fleischigen Niederblätter, ε ist der von zwei Blattanlagen umgebene Vegetationspunkt; die beiden Blattanlagen sind in Fig. 49 nochmals vergrössert dargestellt.

Ehe ich auf die Beschreibung der Stärkekörner dieses Rhizomes näher eingehe, muss ich erst ein paar Bemerkungen über die Anatomie der Speichersprosse, sowie über die Verschiedenheit der Stärkekörner in den verschiedenen Regionen der Organe und in den einzelnen Zellen vorausschicken. Die Achse, wo sie nicht von der Basis der Niederblätter bedeckt ist, wie z. B. bei *a*, Fig. 48, zeigt uns auf dem Querschnitte einen dünnen Leitbündelcylinder, welcher von einer aus Endodermzellen bestehenden Cylinderscheide (*C*, Fig. 42) umgeben ist. Die primäre Rinde der Achse ist sehr dick und wird von einer kleinzelligen Epidermis und einschichtigen Hypodermis (*H*) bedeckt. Ganz ähnlich ist der Querschnitt der Niederblätter gestaltet, wie Fig. 41 zeigt. Der Mittelnerv ist fast ganz gebaut wie der Leitbündelcylinder der Achse, ebenso gleicht das Mesophyll des aus dem Blattgrunde hervorgegangenen Gebildes ganz dem Parenchym der primären Rinde. Uns interessiert hier vornehmlich das stärkespeichernde Parenchym, das Mesophyll und das primäre Rindenparenchym.

Die durchschnittliche Grösse der Stärkekörner ist in ausgewachsenen Teilen des Rhizomes nicht überall im Gewebe gleich, vielmehr liegen in der Nähe der Epidermis relativ kleine Stärkekörner, in der Mitte des Gewebes relativ grosse. Die in Fig. 41 und 42 mit *n* bezeichneten Regionen enthalten die grössten Stärkekörner. Bei vergleichenden Betrachtungen habe ich stets die letztere Region allein ins Auge gefasst. Im jüngsten und im entwickeltsten Zustande sind die Stärkekörner einer einzigen Zelle dieser Region unter sich ungleich gross, allerdings fällt der Unterschied umsomehr auf, je älter und grösser die Zelle wird, wie schon bei Vergleichung der Figuren 37, 38, 39 und 40 ersehen werden kann. Bei vergleichenden Untersuchungen habe ich deshalb stets die Körner mittlerer Grösse in Betracht gezogen.

Die Untersuchung der jüngsten Blattanlage (ε Fig. 49), in welcher die Meristenzellen die Grösse der Fig. 36 (220fach vergrössert) besassen, zeigte,

Digitized by Google



Die Figuren 31 bis 49.

Die Entwickelungsgeschichte der primären Stärkekörner.

31 bis 35. Skizzen von Stärkekörnern mittlerer Grösse aus den Zellen Fig. 36 bis 40. 500 fach vergrössert.

Digitized by Google

36 bis 40. Querschnitt durch Parenchymzellen aus der Region *n* der Speicherschuppen ε Fig. 49; δ, γ, β, α Fig. 48. Die inneren Linien geben Umrisse der Stärkekörner; 220fach vergrössert.
41. Querschnitt einer Speicherschuppe; *E* Epidermis, *H* Hypodermis, *C* Cylinderscheide.
42. Querschnitt der Achse einer Speicherregion.
43 bis 45. Anomale diarche Stärkekörner, 500fach vergrössert.
46. Anomales Korn mit schräger Schichtung, 500fach vergrössert.
47. Schema des Pflänzchens, von welchem das untersuchte Rhizomstück (*a*) entnommen wurde.
48. Untersuchtes Rhizomstück.
49. Spitze ε des Rhizomstückes Fig. 48.

dass in denselben, in diesem Falle, die Hauptmasse des Cytoplasmas im Zentrum der Zelle, um den Zellkern angehäuft war, welcher an Cytoplasmafäden hing. Den Zellkern umgaben auch die kleinen Chromatophoren, welche grösstenteils kugelförmige Stärkekörnchen (Fig. 31) einschlossen. Diese Körnchen besassen oft schon einen weniger dichten Kern, der von dem Kerne, welchen viele erwachsene Körner der älteren Speicherschuppen besassen, in Form und Grösse nicht abwich; andere Körner schienen homogen zu sein. In den Blattanlagen ε waren die Körner etwas grösser, mehr oval, etwas exzentrisch und zeigten meist eine etwas deutlichere Schicht (Fig. 32). Es sei gleich hier bemerkt, dass die Zeichnung nur den Verlauf und die Breite der Schichten wiedergiebt, über deren Deutlichkeit (Dichtigkeit) nichts aussagt. Die Körner waren im Querschnitt kreisförmig und sie behielten diese Querschnittform auch beim weiteren Heranwachsen lange Zeit bei, bis sie zuletzt in den meisten Fällen sich gegenseitig ein wenig abflachten. In der Blattanlage δ waren die Stärkekörner, entsprechend der Vergrösserung der Zellen, gewachsen (Fig. 38). Meistens erschien ihre Basis gegenüber der Spitze verbreitert (Fig. 33), doch kamen auch Körner vor, welche fast cylindrisch waren, mit abgerundeter Basis und Spitze, und noch vereinzelter auch solche, deren Basis etwas zugespitzt war. In allen Körnern entsprach die innere Schichtung ihrer Form nach im allgemeinen genau den Schichten, welche in den Körnern der jüngeren Blattanlagen vorhanden waren.

Auch bei Körnern der Schuppe γ (Fig. 48) fand man nie andere Schichten als solche, welche auch in den Körnern der nächst vorhergehenden Schuppen auftraten. Wie Fig. 39 zeigt, sind die Körner im allgemeinen etwas grösser; diejenigen mit relativ breiter Basis sind jetzt seltener; viele zeigen eine basale Zuspitzung (Fig. 34).

In Schuppe β sind fast alle mittelgrossen Körner (Fig. 40) an der Basis zugespitzt (Fig. 35); cylindrische Körner finden sich selten, solche, welche an der Basis breiter sind, nicht mehr. Die Schuppe β verhält sich der Schuppe α gleich, da auch die letztere ausgewachsen ist.

Ueber die relative Deutlichkeit der Schichtung ist zuletzt anzugeben, dass die Schichtung im allgemeinen um so deutlicher erscheint, je älter die Schuppen waren, deren Körner man beobachtete. Des Näheren verhält sich die Sache so, dass die äussersten Schichten der Körner im allgemeinen dicker und lockerer waren als die inneren, dass aber ferner auch die innere, den Schichten der jüngeren Körner entsprechende Schichtung älterer Körner hier und da ein wenig deutlicher hervorzutreten schien als die der jungen Körner selbst. Niemals

Digitized by Google

aber war die Form der Schichten in alten Körnern gegenüber der in jüngeren Körnern verändert.

Wenn man sehr zahlreiche, dem bisher beschriebenen Rhizomstücke morphologisch gleichwertige Speicherregionen untersucht, wie man sie Mitte Juni findet, so ist das Ergebnis folgendes.

Die allergrösste Anzahl der Stärkekörner zeigt das beschriebene, also normal zu nennende Verhalten, einzelne Körner einzelner Rhizome sind etwas abweichend gebaut. Folgende Abweichungen kommen vor: 1) Die Schichtung ist mehr oder weniger seitlich gedreht (Fig. 46); 2) die Körner sind diadelphisch (Fig. 43) oder enthalten statt eines Kernes zwei Schichten, welche einem diadelphischen Korne gleichen (Fig. 44, 45). In einem Rhizom, welches eine bestimmte Art anomaler Körner führt, sind diese anomalen Körner im allgemeinen zahlreich und finden sich dann auch in einigen aufeinanderfolgenden Schuppen.

Bezüglich der Deutlichkeit der Schichtung mag noch bemerkt sein, dass die relative Lage der dicksten und lockersten Schichten bei verschiedenen Rhizomen sehr verschieden ist. Hier und da ist die Schichtung in der Nähe des Zentrums am auffallendsten, im anderen Falle in der mittleren Region, in vielen ist sie so gelegen wie in unserem Beispiele. Im allgemeinen ist die relative Lage der dicksten, lockersten und dichtesten Schichten bei allen mittelgrossen Körnern einer Schuppe ungefähr gleich.

Die Chromatophoren sind in den farblosen Speichersprossen nur anfangs, wo die Stärkekörnchen und die Chromatophoren noch sehr klein sind, zu sehen. Lässt man die Rhizome ergrünen, so sieht man auch bei grösseren Körnern deutlich, dass die Masse des Chromatophors die Stärkekörner völlig umgiebt, an der Basis der exzentrischen Körner aber eine relativ dicke Schicht bildet. Aus der Grösse der nach der Lösung verschieden alter Stärkekörner zurückbleibenden Chromatophoren kann man ersehen, dass die Chromatophoren mit den Zellen und den normal wachsenden Stärkekörnern heranwachsen.

Aus den gemachten Beobachtungen können wir die Entwickelungsgeschichte des normalen Stärkekornes der untersuchten Rhizomstücke ableiten. Diese Entwickelungsgeschichte kann zwar nicht denselben Wert beanspruchen wie eine durch direkte Beobachtung eines einzelnen wachsenden Kornes gewonnene, doch kommt sie der letzteren im Werte sehr nahe. Wenn auch die Bedingungen, unter denen die Körner der successiven Niederblätter einer normal erwachsenen terminalen Speicherregion heranwachsen, nicht ganz gleichbleibende sind, so sind sie sich doch sehr ähnlich, und die von den Schuppen erzeugten Körner entsprechen etwa in ihrem Alter dem Alter der Niederblätter, wenigstens dann, wenn man stets Körner mittlerer Grösse und solche der analogen Geweberegion vergleicht und die Formen auswählt, welche in überwiegender Mehrzahl vorhanden sind. Vergleicht man nach diesen Regeln die verschiedenen Entwickelungsstadien der Körner, so findet man, dass nichts der Anschauung widerspricht, sie seien durch schichtenweise Auflagerung von Stärkesubstanzen gewachsen, da, wie wir sahen, jedes ältere Korn alle die Schichten zeigt, welche wir in irgend einem jüngeren Korne beobachten können und die Form der Schichten den Umrissen der verschiedenen Entwickelungsstadien stets entspricht.

Digitized by Google

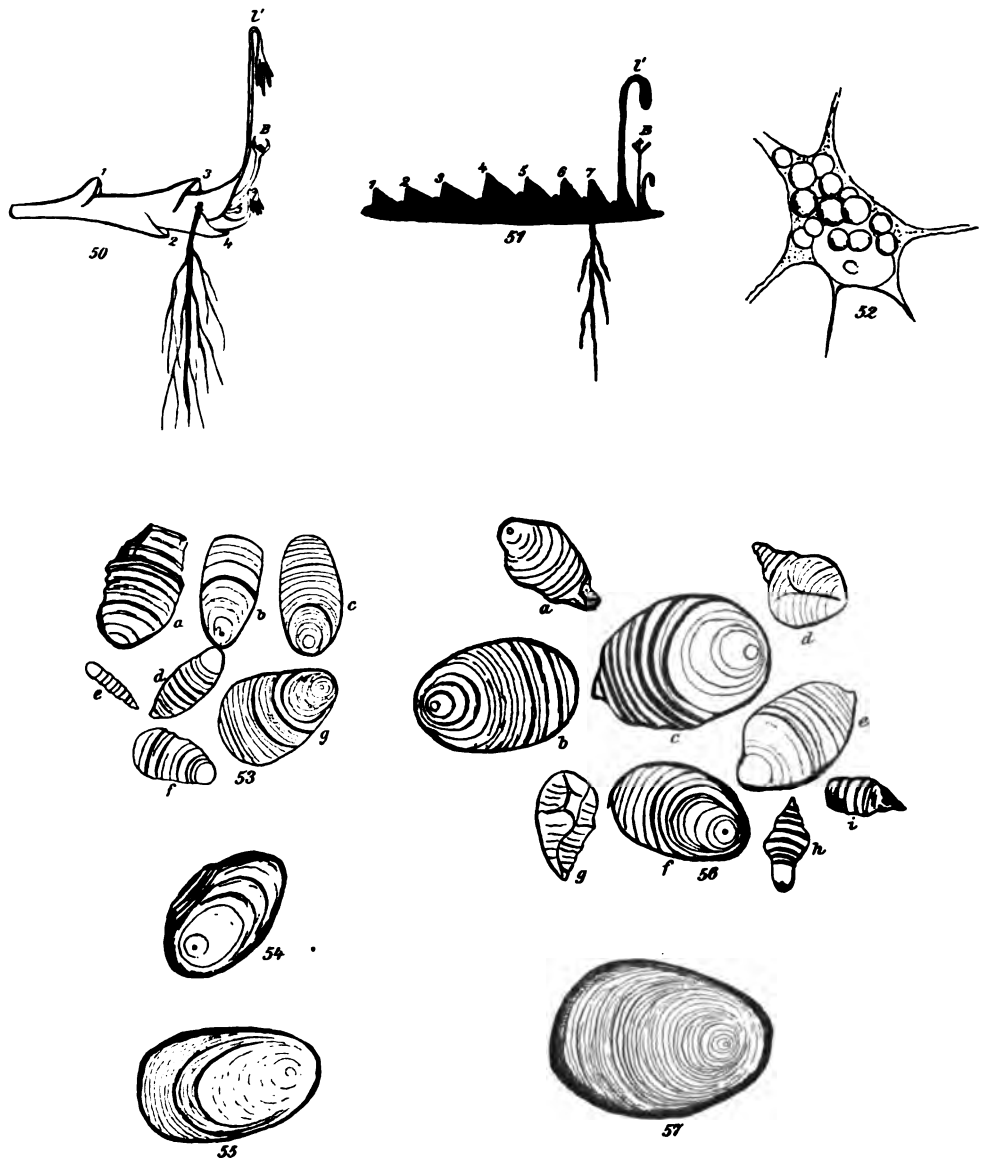


Fig. 50 bis 57.

Die Lösung der normalen primären Stärkekörner und die Entstehung zart geschichteter Stärkekörner.

50. Skizze eines Rhizomes, welches am 1. Jan. aus der Erde genommen worden war.
51. Schema eines gleichartigen Rhizomes.
52. Zellkern und besonders gross ausgebildete Chromatophoren aus der Schuppe *1* des in Fig. 51 dargestellten Rhizomes.
53. In Lösung begriffene Stärkekörner aus der Schuppe *2* des in Fig. 50 abgebildeten Rhizomes.
54. Stärkekorn aus der von der Wurzel durchbohrten Laubblattbasis von *l'* der Fig. 50.
55. Stärkekorn aus der Speicherschuppe *7* der Fig. 51.
56. In Lösung begriffene Stärkekörner aus den Speicherschuppen *1*, *2* und *3* der Fig. 51.
57. Stärkekorn aus der Basis des Laubblattes *l'* der Fig. 51.

Alle Stärkekörner 500 fach vergrössert.

Digitized by Google

Die anfangs kugeligen Chromatophoren erzeugen zuerst einen kugeligen Sphärokrystall, welcher dann das Chromatophor einseitig dehnt und so zum exzentrischen Wachstum übergeht. Während das Chromatophor heranwächst, scheidet es Schicht für Schicht von den krystallisierenden Stärkesubstanzen aus. Da die Zufuhr der Kohlehydrate ausgiebig ist, so werden die Schichten relativ dick, welche während der Tagesperiode entstehen, und da die nächtliche Zufuhr, zu welcher ältere Partieen des Rhizomsystemes beitragen, relativ reichlich ist, so sind auch die lockeren Schichten relativ mächtig. In den normal wachsenden Rhizomen ist keine Ursache vorhanden, welche zu einer energischen Lösung der Stärkekörner unserer Sprosse führen könnte, deshalb bleiben anfangs (Fig. 31, 32, 33, 34) die Schichten geschlossen, wenn sie auch an der Spitze dünn werden können; erst dann, wenn die stärkeführenden Zellen fast ausgewachsen sind, werden ihre Reservestoffe von jüngeren, energischer wachsenden Zellen beansprucht, und dann beginnt, veranlasst durch die periodische Lösung, eine Zuspitzung der Stärkekörner einzutreten, unter Entstehung seitlich geöffneter Schichten.

β) Die Lösung der grob geschichteten primären Stärkekörner und die Bildung zart geschichteter primärer Stärkekörner in heranwachsenden Chromatophoren. — Die Lösung der grob geschichteten primären Stärkekörner.

Isolierte Rhizomstückchen, also dem Zweige *a*, Fig. 47 entsprechende Rhizomzweige, welche im Freien erwachsen waren, und von denen 2 bis 3 basale Internodien schon etwas angegriffene Stärkekörner führten, wurden am 18. Okt. aus der Erde genommen, in Töpfe unter Erde gebracht und in das Kalthaus gestellt. Sie hatten zu der Zeit meist schon eine Wurzel entwickelt, welche jedoch noch wenig verzweigt war, auch wohl schon eine neue Speicherschuppe an der Spitze ausgebildet. Am 1. Jan. wurden die Rhizomstückchen wieder untersucht. Jetzt fand sich an der Spitze der Rhizomstücke noch ein Laubblatt ungefähr so weit gestreckt, wie es in Fig. 50 dargestellt ist, ein zweites war meist schon ziemlich weit vorgeschritten.

Da die Rhizomstücke ganz mit Erde bedeckt waren, waren die älteren Speicherschuppen stark von den wachsenden Blattorganen der Spitze beansprucht worden. Die Basis der Rhizomachse, die bei den am 18. Okt. abgelösten Rhizomstücken noch völlig mit Stärke gefüllt war, erschien jetzt gewöhnlich fast ganz stärkefrei; nur in der Nähe des Leitbündelcylinders lag dort meist noch etwas Stärke. So verhielt sich auch das in Fig. 50 abgebildete Rhizom. Speicherschuppe *1* dieses Rhizomes enthielt ebenfalls nur in zwei Schichten der Umgebung des Leitbündels noch Stärkekörner. Schuppe *2* zeigt auch in Region *n* noch Stärkekörner und Schuppe *3* war fast noch ganz mit Stärke gefüllt, enthielt aber doch in der Peripherie schon Stärkekörner, welche in deutlicher Lösung begriffen waren. Alle Körner aller Schichten waren anscheinend in Lösung begriffen; die Lösung war von der Peripherie der Schuppen nach dem Leitbündel zu successive fortgeschritten.

Untersuchen wir die Region *n* einer Reihe von aufeinander folgenden Schuppen, so erhalten wir ein Bild der Lösungsgeschichte der Körner, welches deshalb besonders rein ist, weil die Schuppen nur Stärke abgeben, keine Kohlehydrate zugeführt erhalten. Schuppe *4* des in Fig. 51 schematisch dargestellten

Digitized by Google

Rhizomes zeigte in der Peripherie des Querschnittes schon Körner mit deutlichen Lösungserscheinungen, dagegen liess sich an den Körnern der Region *n* keine Lösungserscheinung bemerken. In Schuppe *3* waren die meisten Körner der Region *n* relativ klein; augenscheinlich waren ringsum fast gleichmässig die Schichten abgetragen, nur die Basis etwas stärker, auch seitlich, angegriffen. Dagegen enthielt Schuppe *2* in Region *n* Körner, deren Schichten schon grösstenteils seitlich geöffnet waren. Es war also jetzt ringsherum eine gleichmässig dicke Substanzschicht weggelöst worden. Körner der Art sind in Fig 56 *b* und *f* und in Fig. 53 *c* abgebildet. In der ältesten Schuppe (*1*) war die Lösung bedeutend weiter vorgeschritten. Allermeist hatten sich die Körner um den im Zentrum des grob schaumigen Cytoplasmas liegenden Zellkern angeordnet oder sie lagen der Länge nach in Cytoplasmafäden. Die Körner erschienen nun mehr oder weniger stark zugespitzt (Fig. 56 *a*, *c*, *e*) oder waren sogar zu spindelförmigen Körpern (Fig. 53 *e*) geworden. An der Basis vieler Kornreste konnte man die Hauptmasse des Chromatophors sitzen sehen. Am Ende des Rhizomes war die Stärke geschwunden, und die Chromatophoren traten in diesem Falle sehr deutlich in der Nähe des Zellkernes hervor (Fig. 52); sie erschienen relativ gross, fast doppelt so gross als die in den meisten anderen Fällen, welche ich beobachtete.

Die Stärkekörner dieser Rhizomstücke werden also fast immer nur von aussen angegriffen, nur bei den anormalen diarchen Körnern können infolge der Berührungsspalten Spaltenlösungen vorkommen; Risse sah ich niemals. Die Lösung folgt dem normalen Schema. Manche Lösungserscheinungen deuten darauf hin, dass die Chromatophorensubstanz das Ferment enthält. Dafür spricht z. B. das Korn Fig. 56 *a*, bei welchem die Hauptmasse des Chromatophors an der Basis in einer Höhlung lag, ferner das Korn Fig. 56 *i*, bei welchem die Spitze in eigentümlicher Weise zugeschärft ist.

Die Entstehung von zart und gleichmässig geschichteten Stärkekörnern.

In denjenigen Speicherschuppen und verdickten Laubblattbasen des Rhizomes Fig. 51, welche während der Entwickelung des ersten Laubblattes, im Boden heranwuchsen, bildeten sich die Stärkekörner unter sehr gleichmässigen Bedingungen und unter sehr langsamer Zufuhr der Kohlehydrate aus, da sie alle Reservestoffe den älteren Regionen des Rhizomes entziehen mussten, und als äusserer, die Verhältnisse variierender Reiz nur die geringe Differenz zwischen der Tages- und der Nachttemperatur wirken konnte. So ist es erklärlich, dass die Stärkekörner dieser Organe eine so zarte und gleichmässige Schichtung zeigten, wie sie in Fig. 57 für ein Korn aus der Basis des jungen Laubblattes *l'* Fig. 51 skizziert ist. Nur in denjenigen Regionen, in welchen die Wurzel entstand, sind die Schichten der Stärkekörner ungleichmässig. Das Stärkekorn, welches in Fig. 55 dargestellt ist, stammt aus der Schuppe *7* (Fig. 51), das in Fig. 54 skizzierte aus der Laubblattbasis *l'* der Fig. 50.

γ) Die Bildung der sekundären Stärkekörner in den völlig stärkefreien Chromatophoren.

Wenn man Ende März oder Anfang April zur Untersuchung Pflanzen von schattigem Stande wählt, deren erste beiden Laubblätter und Blütenzweige

Digitized by Google

noch nicht über die Hälfte ausgewachsen sind, so findet man sehr häufig die Niederblätter des vorjährigen Rhizomes völlig stärkefrei. In anderen Fällen, bei denen die Assimilationsverhältnisse günstig und das vorjährige Rhizom stärkereich war, findet man die ältesten Niederblätter des vorjährigen Rhizomes stärkefrei, während die successive jüngeren Niederblätter mehr und mehr Reste der primären Körner enthalten. In seltenen Fällen enthält das jüngste Niederblatt etwas weniger Stärke als sein nächst älteres. Untersucht man eine zweitjüngste und drittjüngste Schuppe eines Rhizomes und findet man diese völlig stärkefrei, so

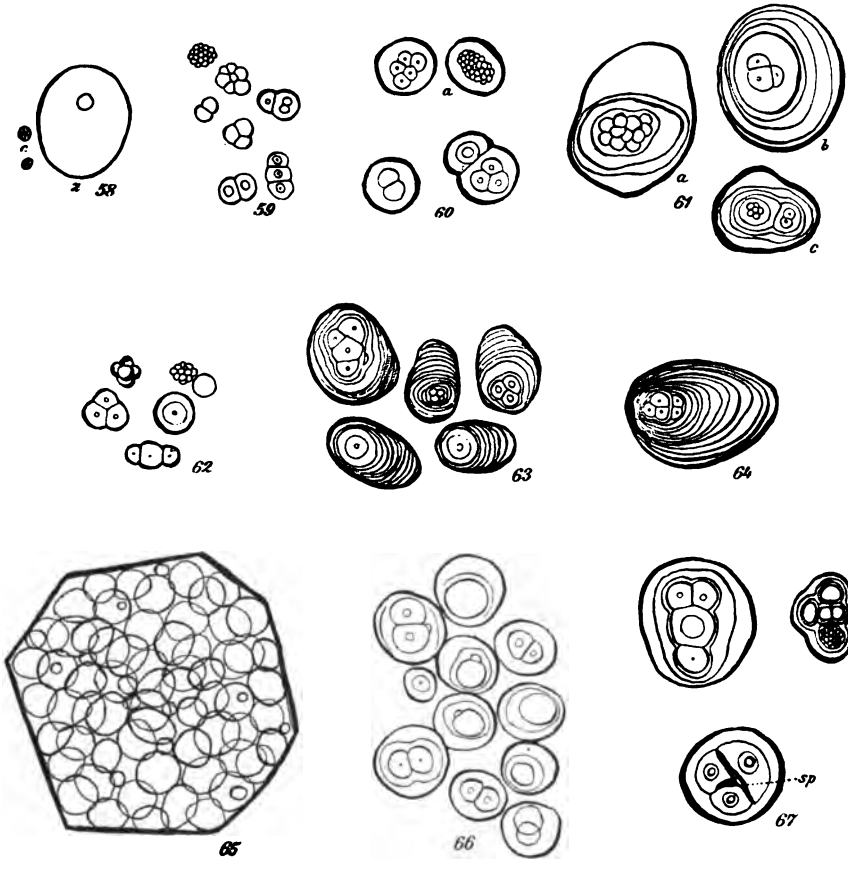


Fig. 58 bis 67.
Bildung der sekundären Körner in völlig stärkefreien Chromatophoren vorjähriger Niederblätter.

58. *x* Zellkern, *c* zwei Leukoplasten aus einer Zelle eines stärkefreien, alten Rhizomes, im April. 375 fach vergrössert.

59, 60, 61. Stärkekörner aus den Schuppen eines Anfang April stärkefrei gefundenen, vorjährigen Rhizomstückes, welches am 28. April geerntet worden war. 500 fach vergrössert.

62, 63, 64. Analoge Stärkekörner aus einem Rhizome, welches durch Verdunkelung völlig entstärkt war. 500 fach vergrössert.

65. Eine Zelle mit mittelgrossen, sekundären Körnern, aus der 5. Schuppe eines am 25. April gesammelten Rhizomes, welches in allen Zellen rein sekundäre Körner enthielt. 220 fach vergrössert.

66. Körner aus einer Zelle derselben Schuppe. 500 fach vergrössert.

67. Drei Körner aus verschiedenen Zellen derselben Schuppe. 500 fach vergr. *sp* Spalte.

Digitized by Google

kann man mit Sicherheit darauf rechnen, dass auch die älteren Schuppen keine Stärke enthalten.

In den Zellen der stärkefreien Organteile findet man die Chromatophoren mit Leichtigkeit auf, wenn man darauf achtet, bei Herstellung der Schnitte jeden Druck auf die Zellen, jede Biegung des Schnittes und jede Verschiebung der Zellen des Schnittes zu vermeiden. Man legt die Schnitte in 2-proz. Rohrzuckerlösung. Die Chromatophoren erscheinen dann rundlich, fast homogen oder äusserst schwach körnig, nicht viel stärker lichtbrechend als das Cytoplasma (Fig. 58 *c*). Die 30—40 Chromatophoren liegen um den Zellkern, in Cytoplasmafäden oder auch im Wandcytoplasma verteilt. Härtet man die Protoplasten 30 Minuten durch Jodjodkaliumlösung, legt man die Schnitte dann 2 Stunden in 30-proz. Salzsäure, schliesslich in Ammoniak und färbt dann mit HANSTEINS Violett, so treten die Chromatophoren scharf und deutlich als rote Körperchen hervor.

Nimmt man Pflänzchen, welche erwarten lassen, dass die Stärke ihres vorjährigen Rhizomes gelöst ist, Anfang April mit einem kleinen Erdballen, ohne Verletzung und Entblössung der Wurzel aus der Erde, untersucht man dann zwei Schuppen, indem man von denselben seitlich eine Hälfte mit einem scharfen Messerchen entfernt (ohne das Rhizom sonst zu verletzen) und Schnitte der Schuppenstücke unter dem Mikroskop beobachtet, so kann man leicht eine Anzahl von Pflänzchen finden, deren 3 bis 4 ältesten Niederblätter stärkefrei sind. Setzt man diese Pflänzchen sorgfältig ein und bringt sie in gute Assimilationsbedingungen, so füllen sich die alten Rhizome im Laufe von 4 bis 6 Wochen, also ungefähr bis Anfang oder Ende Mai wieder mit Stärke. Obgleich nach Entfernung aller Zweiganlagen und der Terminalknospen des Rhizomes allermeist neue Zweige gebildet werden, schien es mir doch, als fülle sich das alte Rhizom schneller mit Stärke, wenn man alle Knospen der Zweige vor dem Einsetzen der Pflänzchen zerstört; doch muss man auch hierbei sehr vorsichtig vorgehen und mit einer spitzen Nadel arbeiten. Besitzt man Pflänzchen, welche man im vorigen Jahre in Töpfe gesetzt hat, so gelingen die Versuche noch besser.

Verfolgt man nun die Stärkebildung in den Rhizomen, so findet man, dass die ersten Stärkekörner in den jüngsten Niederblättern angelegt werden, dass die Füllung der vorjährigen Speicherregion von vorne nach hinten zu forschreitet. Man hat danach auch die jüngsten Entwickelungsstadien in den älteren Niederblättern, die ältesten in den jüngsten Niederblättern zu suchen. Zur Erforschung der Entwickelungsgeschichte der sekundären Körner nimmt man eine Partie der Rhizome nach der andern in Pausen von einer Woche heraus und untersucht die successiven Niederblätter und deren Achsenpartie auf die Form der Stärkekörner. In Achsen und Niederblättern wachsen dabei die Stärkekörner der dem Leitbündelcylinder zunächst liegenden Zellen am schnellsten heran; ist aber das Organ gefüllt, so verhalten sich die Körner der verschiedenen Zellen bezüglich ihrer Grösse ganz so wie bei den mit primären Körnern gefüllten Rhizomen.

Während die selbst noch im Wachstume begriffenen Chromatophoren in den noch heranwachsenden Zellen des Rhizomes im vorigen Jahre allermeist nur je ein einziges Stärkekorn anlegten, findet man, wenn man die Entwickelungsgeschichte der sekundären Körner verfolgt, dass jetzt in einem ausgewachsenen Chromatophor allermeist zuerst mehrere Stärkekörner zugleich entstehen, dass

Digitized by Google

selten ein einzelnes Korn in einem Chromatophor gebildet wird, und dass diese einzelnen Körner, entsprechend vielleicht der relativen Grösse des Chromatophors, länger die Kugelgestalt beibehalten. Ganz ähnlich fand ich auch bei Iris germanica in alten Rhizomen, deren ausgewachsene Chromatophoren sich wieder mit Stärke füllten, zahlreiche Körnchen in einem Chromatophor, obgleich sonst die Stärkekörnchen in den heranwachsenden Chromatophoren einzeln wachsen. Auch sah ich bei Orchis purpurea, als ich von einer Pflanze am 12. März die junge Knolle abgeschnitten hatte und die Pflanze so veranlasst hatte eine Zeitlang, bis eine neue junge Knolle gebildet worden war, der ausgesogenen Knolle die Assimilate zuzuführen, in der alten Knolle die „sekundären" Stärkekörner aus noch viel zahlreicheren Körnchen zusammengesetzt, als es bei den jungen Zuständen der normalen Körner der Fall ist.

Aeltere Körner zeigen stets den Umrissen der jüngeren Stadien der Körner in ihrer Form entsprechende Schichtungen in ihrem Innern, niemals andere, also niemals solche, die sich nicht durch die Annahme erklären liessen, dass jüngere Stadien der Stärkekörner von neuer Stärkesubstanz umlagert worden wären. In Fig. 59, 60 und 61 sind Stärkekörner aus den Schuppen *2*, *3*, *4* des Rhizomes einer Pflanze, deren Schema ungefähr mit der Fig. 30 übereinstimmen würde, abgebildet. Die Niederblätter dieses Rhizomes waren Anfang April stärkefrei gefunden worden. Als am 26. April das Rhizom geerntet wurde, fanden sich in der 2. Schuppe Körner, welche der Fig. 59 ungefähr glichen, neben einer geringeren Zahl einfacher Körner; die darauf folgende jüngere, 3. Schuppe enthielt Körner, von deren Form und Schichtung Fig. 60 eine Probe giebt, neben einigen monarchen, wie in Fig. 63 zwei Stücke abgebildet sind; die 4. Schuppe, die jüngste der drei Schuppen, enthielt meist Körner, welche recht gross waren und analoge Schichten zeigten wie Fig. 61, neben sehr wenigen monarchen Körnern.

Ganz das gleiche Resultat lieferte ein in etwas anderer Weise ausgeführter Versuch.

Am 8. April wurde ein kräftiges Pflänzchen von genau der Morphologie der Fig. 30 eingepflanzt, dessen 3. Schuppe beim Untersuchen eines Abschnittes derselben stärkefrei gefunden worden war, und in den Dunkelschrank gestellt. Am 22. April, also nach etwa 14 Tagen wurde die Pflanze ans Licht gebracht. Die assimilierenden Blätter starben bis auf das jüngste Laubblatt ab, welches kräftig heranwuchs. Am 15. Mai wurde je ein Stückchen der Schuppen 1, 2 und 5 untersucht, und alle wurden stärkefrei gefunden. Am 9. Juni wurde die Pflanze geerntet und untersucht. Die 2. und 3. Schuppe enthielt Körner, wie sie Fig. 62 darstellt, die 4. solche, welche ungefähr der Fig. 63 glichen. In der 5. und 6. Schuppe hatten die Körner die Grösse der Fig. 64 und liessen sich genau beschreiben durch die Angabe, dass sie Formen zeigten, wie sie entstehen mussten, wenn die Körner der Schuppe 4 in regelmässiger Weise, durch Auflagerung von Schichten von Stärkesubstanz weiterwachsen würden.

Ein ganz gleichwertiges Resultat ergab ferner folgender Versuch. Ein Pflänzchen, dessen 5. Schuppe am 4. April stärkefrei gefunden worden war, hatte bis zum 24. April in der 4. und 3. Schuppe kleine Stärkekörner erzeugt. Von den beiden Schuppen wurde nun je ein Stückchen seitlich abgeschnitten und in

Digitized by Google

25-proz. Spiritus aufbewahrt. Am 28. Mai wurde die Pflanze geerntet, und wurden Schuppe 4 und 3 untersucht. Die Form der Stärkekörner der am 24. April an Schuppe 4 und 3 gemachten Abschnitte liessen sich in der Form der einzelnen Schichten wiedererkennen, welche die Körner in analogen Teilen der am 28. Mai geernteten Schuppen 4 und 3 zeigten. Andere Schichten, die damit nicht in Einklang standen, dass Auflagerung von Schichten auf die jüngeren Körner stattgefunden hatte, liessen sich nicht auffinden.

So war es also mit Sicherheit bewiesen, dass in den stärkefreien Leukoplasten zuerst allermeist mehr oder weniger zahlreiche di- bis polyadelphische Stärkekörner entstanden, welche bald bis zur Berührung heranwuchsen, sich gegeneinander abflachten und durch Umlagerung mit gemeinsamen Stärkesubstanzschichten in di- bis polyarche Stärkekörner übergingen.

δ) Bildung von sekundären Stärkekörnern in Chromatophoren, welche noch Reste primärer Stärkekörner enthalten.

Zahlreiche Pflanzen, welche man Anfangs April erntet, enthalten in den Zellen des vorjährigen Rhizomes noch Reste der primären Stärkekörner. Wenn man derartige Rhizome in günstige Assimilationsbedingungen bringt, so werden diese Reste nicht gelöst, sondern wieder von Stärkesubstanz umlagert. Man findet dann in solchen Rhizomen sekundäre Körner, wie sie im vorigen Kapitel beschrieben sind, neben solchen, welche Schichten zeigen, die den Resten und Umrissen der primären Körner genau gleichen. So wird selbstverständlich die Mannigfaltigkeit der in den vorjährigen Rhizomen vorkommenden Formen der Stärkekörner und deren Schichtung eine relativ grosse.

Da, wie wir schon bemerkten, die Lösung in den ältesten Schuppen am schnellsten eintritt, so findet man häufig die ältesten Schuppen ganz leer, die mittleren mit wenig Stärkeresten, die jüngsten mit noch zahlreichen Stärkeresten versehen. Da jedoch die Körner sehr verschieden gross sind, so kann es vorkommen, dass auch in älteren Schuppen oder Achsenteilen vereinzelte Reste liegen bleiben, wenn selbst die jüngsten Schuppen nur wenig primäre Stärke führen. So z. B. enthielt ein am 30. März gesammeltes vorjähriges Rhizom von der Morphologie der Fig. 30 nur in Schuppe 5 und 6 noch Reste von Stärkekörnern (Fig. 68) in der Nähe des Leitbündelcylinders. Auch das Achsenparenchym war im allgemeinen stärkefrei, nur fanden sich in der Nähe das Leitbündelcylinders des Internodium 2 noch einige Reste von Stärkekörnern (Fig. 69), welche meist gestreckt, nicht etwa scheibenförmig, sondern quer isodiametrisch, von Schichtenresten meist quer gestreift waren. Bei grösseren Resten erschien die Basis manchmal etwas zugeschärft.

Beginnt die Bildung von sekundären Stärkekörnern in den vorjährigen Rhizomen, von deren primären Körnern noch Reste vorhanden sind, so werden die letzteren selbstverständlich in den jüngsten Schuppen zuerst und am stärksten von neuen Schichten der Stärkesubstanzen umlagert, während in den successive älteren Schuppen die Umlagerung erst später in gleichem Masse stattfindet. Bei der Untersuchung wild wachsender Rhizome, während des Monates April findet man deshalb zahlreiche, in denen man alle Uebergänge zwischen nicht umlagerten und stark umlagerten Resten der primären Stärkekörner beobachten kann. So fanden sich in den ältesten Schuppen (1 und 2)

Digitized by Google

eines alten Rhizomes, welches am 1. April gesammelt worden war, nur in Auflösung begriffene Stärkekörner; die Schuppen 3 und 4 enthielten schwach umlagerte Körner, neben kleinen, rein sekundären (Fig. 71), die Schuppen 5 und 6 stärker umlagerte Körner, neben grossen sekundären Körnern (Fig. 72). Ein

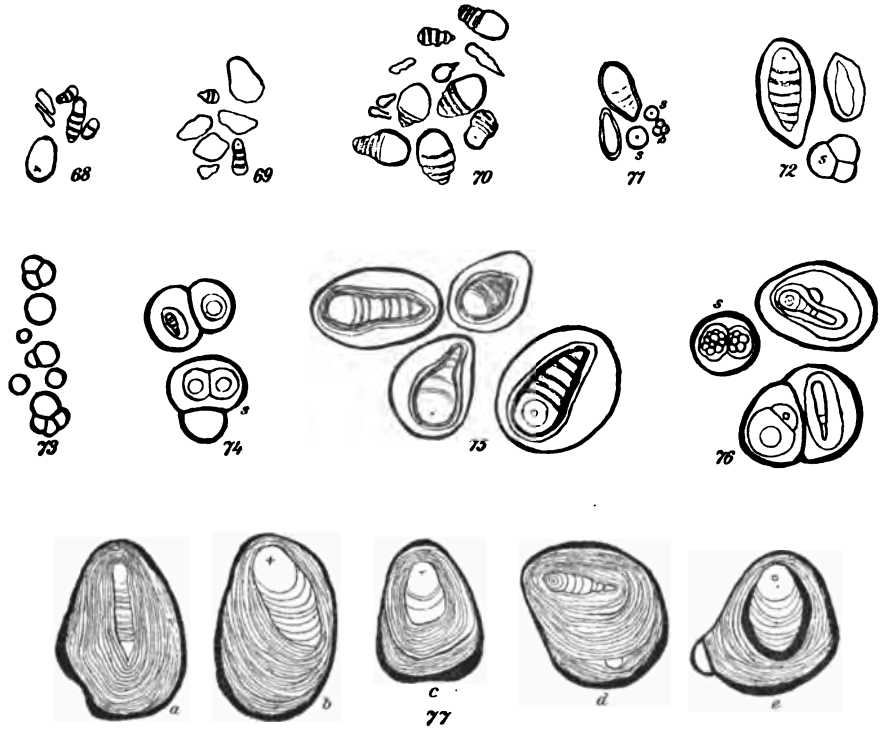


Fig. 68 bis 77.
Bildung von sekundären Stärkekörnern in Chromatophoren, welche noch Reste primärer Stärkekörner enthalten. Vergrösserung 500fach.

Fig. 68 u. 69. Reste primärer Körner aus einem am 30. März gesammelten vorjährigen Rhizome.

Fig. 70, 71, 72. Stärkekörner aus Schuppe 1 und 2, 3 und 4, 5 und 6 eines am 1. April gesammelten vorjährigen Rhizomes. Fig. 70 stellt noch nicht umlagerte Reste der primären Körner vor; in Fig. 71 und 72 sieht man die Reste von sekundären Schichten umlagert.

Fig. 73, 74, 75 u. 76. Stärkekörner aus einem am 25. April gesammelten vorjährigen Rhizome. Fig. 73 rein sekundäre Körner aus Schuppe 1 und 2. Fig. 74 Körner aus Schuppe 3 und 4; *s* ein rein sekundäres Korn, das andere einen kleinen Einschluss zeigend. Fig. 75 Körner aus Schuppe 5 mit grossen Einschlüssen.

Fig. 77 *a* bis *e* Körner aus einem am 13. Mai gesammelten vorjährigen Rhizome.

Rhizom, welches am 25. April gesammelt worden war, enthielt in den ältesten Schuppen (1 und 2) nur eine geringe Menge von Stärkekörnern, welche rein sekundär und klein waren (Fig. 73). In den stärkereicheren Schuppen 3 und 4 waren die Körner grösser, enthielten aber nur selten und dann sehr kleine primäre Einschlüsse (Fig. 74). Die grössten, Einschlüsse führenden Körner enthielt die sehr stärkereiche Schuppe 5 (Fig. 75). In Schuppe 6 waren die Stärkekörner alle kleiner.

In späterer Zeit findet man nicht selten Rhizome, deren Körner aus primären Kornresten bestehen, welche von noch dickeren sekundären Schichtenkomplexen

Digitized by Google

umlagert worden sind. Ein am 13. Mai gesammeltes vorjähriges Rhizom enthielt in der 4. und 5. Schuppe sehr zahlreiche Stärkekörner von Grösse und Bau der Fig. 77 *a* bis *e*.

Genau wie die sekundären, adelphischen, sich berührenden Stärkekörner bilden auch die Reste der primären Stärkekörner Krystallisationskerne für die anwachsenden Schichten der Trichite der Stärkesubstanzen. Bemerkenswert ist, dass nicht selten in den Chromatophoren der weit herangewachsenen Stärkekörner noch neue Sphärokrystallzentren entstehen, an die Peripherie der alten Körner anstossen (Fig. 77 *e*) und oft zuletzt von neuen Schichten umhüllt werden (Fig. 77 *d*).

ε) Lösung der sekundären und Entstehung tertiärer Stärkekörner.

Für die richtige Beurteilung der Lösungserscheinungen der sekundären Stärkekörner des vorjährigen Rhizomes ist es wichtig, dass man sich in das Gedächtnis zurückruft, welche Verschiedenheiten in der Form und in der Schichtung der sekundären Stärkekörner schon vom Anfang an vorliegen, und wie verschiedenartig der Grad der Füllung der Rhizome mit sekundärer Stärke ist; man wird dann schon von vorneherein eine grosse Mannigfaltigkeit der Verhältnisse bei den verschiedenen Rhizomen erwarten. Es kommt dann noch hinzu, dass die Lösung und das Auswandern der sekundären Stärkesubstanz des vorjährigen Rhizomes in den verschiedenen Rhizomen einen sehr verschiedenartigen Verlauf nehmen kann, welcher hauptsächlich von der Assimilationsenergie der Laubblätter und der Wachstumsenergie der Rhizomzweige abhängig ist; so kann man schon Anfang Juni kräftige Lösungserscheinungen in allen Niederblättern einzelner Rhizome finden, während man selbst Ende Juli noch Rhizome beobachtet, die äusserst stärkereich sind und nun in bestimmten Rhizomen Lösungserscheinungen erkennen lassen. Vergessen darf man auch nicht, dass, solange die Chromatophoren am Leben sind, eine kräftige Zufuhr von Kohlehydraten diese alten Organe immer noch zur Erzeugung neuer Massen von Stärkesubstanzen veranlasst, welche entweder noch vorhandenen Stärkekörnern angelagert werden oder zur Entstehung neuer tertiärer Stärkekörnchen benutzt werden.

Die Lösung schreitet auch jetzt wieder in den Rhizomen von der Basis nach der Spitze zu fort und in Niederblättern und Achse von der Peripherie nach dem Leitbündelcylinder zu. Nur eine Stelle des Parenchyms macht eine Ausnahme; denn am längsten bleibt die Stärke in der Nähe der Zweigbasen, also in dem Gewebe der Achsel liegen.

Je nach Form und Schichtung der im Rhizome liegenden sekundären Körner zeigen die angegriffenen Körner ein verschiedenes Aussehen. Rein sekundäre Körner mit exzentrischer Schichtung (Fig. 64) werden so angegriffen, dass ihre Basis zugespitzt wird, wobei alle basalen Schichten seitlich weggelöst werden (Fig. 86). Wenn die Schichtung grob ist, wird dabei die Seitenfläche der Körner grobwellig (Fig. 84 *b*). Sind die rein sekundären Körner kugelförmig und wenig exzentrisch geschichtet, so sind auffallende Lösungserscheinungen nur dann zu beobachten, wenn sie Berührungsspalten besassen (Fig. 67 *c* und Fig. 82 *sp*).

An sekundären Stärkekörnern mit eingeschlossenen Resten primärer Körner

Digitized by Google

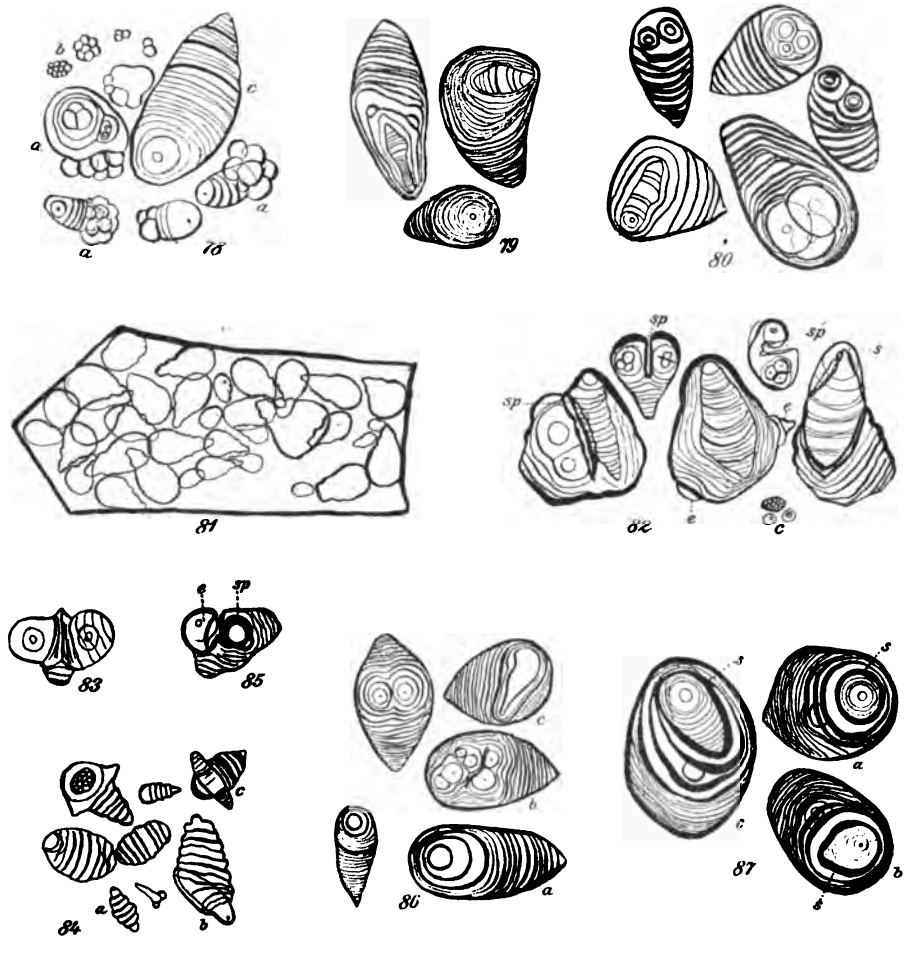


Fig. 78 bis 87.
Lösung der sekundären Stärkekörner.

Fig. 78 bis 81. Körner aus einem am 6. Juni gesammelten vorjährigen Rhizome. Fig. 78 Stärkekörner aus Niederblatt 1 und 2; *c* Rest eines grossen sekundären Kornes; *a* Reste kleiner sekundärer Körner, welche von tertiären Massen umlagert sind; *b* tertiäre Stärkekörner. Fig. 79 sekundäre Stärkekörner aus Schuppe 3 und 4. Fig. 80 sekundäre Stärkekörner mit basaler Lösungserscheinung, aus Schuppe 5. Fig. 81 Zelle aus Schuppe 1 und 2, mit den Umrissen der in ihr enthaltenen Stärkekörner. Fig. 78 bis 80 500fach vergr., Fig. 81 220fach vergr.

Fig. 82. Körner aus einem am 5. Juni gesammelten vorjährigen Rhizome; *sp* Spaltenlösung zeigende Körner; *s* Korn mit einem primären Einschluss, welcher der Lösung energischeren Widerstand leistet als die sekundären Schichten; *e* Korn mit 2 kleinen, spät angelagerten Körnchen, welche nach der Lösung der umgebenden Schichten erhalten blieben; *c* Chromatophoren mit tertiären Stärkekörnern. 500fach vergrössert.

Fig. 83 bis 87. Stärkekörner aus einem am 1. Juli gesammelten vorjährigen Rhizome, welches noch 2 gut erhaltene Laubblätter besass und sehr kräftig war. Fig. 83 sekundäres Korn, dessen innere Schichten dichter sind, mit einer an der Grenzfläche der umlagerten runden Körner stehen gebliebenen Leiste. Fig. 84 Reste von sekundären Stärkekörnern des zu Schuppe 2 gehörenden Internodiums, aus einer Zelle stammend; *b* ein dem Korne Fig. 82 *s* entsprechendes Gebilde. Fig. 85 Stärkekorn mit Spaltenlösung, bei *e* ein dichter, widerstandsfähiger Einschluss, bei *sp* eine von der Spalte ausgehende Aushöhlung einer wenig widerstandsfähigen Schicht. Fig. 86 zugespitzte, exzentrisch geschichtete Körner aus Schuppe 5. Fig. 87 3 aus ein und derselben Zelle stammende Körner aus Schuppe 6; die Basis ist wenig oder nicht zugespitzt; alle 3 Körner enthalten Einschlüsse primärer Kornreste, wie sie überhaupt alle Körner dieser Zelle enthielten, der Einschluss in *a* ist rund, deshalb fällt die Schicht *s* nicht besonders auf, während sie bei *b* und *c*, als Grenze des primären Einschlusses, scharf hervortritt; alle anderen starken Schichten besassen ganz das gleiche Aussehen wie Schicht *s*.

Digitized by Google

treten besonders interessante Lösungserscheinungen zu Tage, wenn die Lösung bis zum Einschlusse vorgedrungen ist.

Interessant erscheint besonders die Thatsache, dass die Einschlüsse, welche von primären Stärkekörnern herrühren, meist der Lösung länger widerstehen als die sekundären Schichten. Die Reste der primären Körner, welche unter viel gleichmässigeren und günstigeren Bedingungen wuchsen als die sekundären, sind meist zarter geschichtet als die sekundäre Substanz (Fig. 86, 87, 82) und relativ dicht. So sieht man die Einschlüsse zuletzt aus den weniger dichten Schichten herausragen (Fig. 84 *b* und *c*, Fig. 82 *s*). Uebrigens sind auch die sekundären adelphischen Körner, welche später von Schichten umlagert wurden, oft relativ widerstandsfähig gegen das Ferment (Fig. 82 *sp*). Dass während dieser zweiten Hauptlösungsperiode immer noch periodische Anlagerung an die Stärkekörner erfolgen kann, lehren vorzüglich die auffallenden Anlagerungen von Gruppen kleiner tertiärer Körner an schon einmal angegriffene sekundäre Stärkekörner (Fig. 78 *a*). Neben diesen Anlagerungen findet man völlig freie tertiäre Stärkekörner nicht selten (Fig. 78 *b*), welche den sekundären in ihrer Morphologie ungefähr gleichen.

Wie die Gesamtheit der Lösungserscheinungen sich in einzelnen Rhizomen gestaltet, sei in dem folgenden dargestellt.

In einem am 6. Juni gesammelten vorjährigen Rhizome mit 5 Schuppen fanden sich in der Achsenregion, welcher die beiden hintersten Schuppen (1 und 2) ansassen, sehr verschiedenartige Stärkekörner in den verschiedenen Zellen. Im allgemeinen war dort wenig Stärke in der Achse enthalten, selbst in der Nähe des Leitbündelcylinders war nur wenig Stärke zu finden, und die Stärkemassen lagen in einzelnen, unregelmässig verteilten Zellen. Einzelne Zellen enthielten noch ganz grosse Körner mit deutlicher basaler Korrosion (Fig. 81), andere, nahe dabei liegende Zellen zeigten zahlreiche tertiäre zusammengesetzte Körnchen oder solche und sekundäre Reste mit Anlagerungen neuer Körnchen (Fig. 78). Schuppe 3 und 4 enthielten noch reichlich Stärke, und hier trat im allgemeinen der relativ grosse Stärkereichtum der äusseren Umgebung der Cylinderscheide deutlich hervor. Die Zellen, welche relativ grosse Körner enthielten, zeigten in diesen Körnern stets Reste von primären Stärkekörnern. Auffallende Lösungserscheinungen liessen sich in sehr verschiedenem Grade an den Körnern erkennen. In Fig. 79 sind einige Stärkekörner, an denen die basale Lösung besonders deutlich war, abgebildet. In Schuppe 5 war der Stärkereichtum gross; die grössten Körner zeigten basale Lösung (Fig. 80); die Schichten waren besonders dick und auffallend.

Ein anderes am 6. Juni gesammeltes vorjähriges Rhizom mit 5 Niederblättern zeigte schon in den hintersten Niederblättern und Achsenteilen eine von der Peripherie nach dem Zentrum zu gleichmässige Abnahme der Stärkemenge. In Schuppe 1 fanden sich in dem mittleren Teil des Gewebes nur noch Reste grosser Körner in einzelnen Zellen, und diese enthielten alle Einschlüsse primärer Kornreste. Auffallende tertiäre Anlagerungen an korrodierte Körner fanden sich sehr selten. Da sehr zahlreiche Körner Berührungsspalten besassen, so waren durch Lösung erweiterte Berührungsspalten (Fig. 82 *sp*) häufig an den Körnern zu beobachten In zahlreichen Fällen fand ich, dass sowohl primäre Einschlüsse (*s*, Fig. 82) als auch sekundär angelagerte kleine Körner (*e*, Fig. 82)

Digitized by Google

der Lösung grösseren Widerstand entgegensetzten als die übrigen Schichten der sekundären Körner. In Schuppe 2 war das periphere Gewebe völlig stärkefrei, die Umgebung des Leitbündelcylinders jedoch noch recht reich an Stärke. Die Körner waren grösstenteils rein sekundär, nicht sehr gross und dabei zart geschichtet und dichter; teilweise enthielten sie jedoch auch eingeschlossene primäre Reste. An den konzentrisch geschichteten, rein secundären Körnern liessen sich Lösungserscheinungen nicht überall ohne weiteres erkennen, da die Lösung Schicht um Schicht gleichmässig entfernt, doch bewies das häufige Vorkommen von lebhaften Spaltenlösungserscheinungen unzweifelhaft, dass in allen Zellen der Schuppen die Lösung aller Stärkekörner im Gange war. Schuppe 3 verhielt sich ähnlich wie 2. Schuppe 4 enthielt in den peripheren Regionen noch zahlreiche Reste weit gelöster Stärkekörner und in einzelnen Zellen zahlreiche tertiäre adelphische Körnchen in den Chromatophoren (Fig. 82 *c*); in der Nähe des Leitbündelcylinders führte sie reichlicher Stärke als Schuppe 3. Schuppe 5 verhielt sich wie Schuppe 4, nur war sie ärmer an Stärke.

Ein Anfang Juli gesammeltes Rhizom mit 6 Schuppen, welches noch 2 schön grüne Laubblätter besass, enthielt recht viel Stärke. In der ältesten Schuppe (1) und der dazu gehörigen Achsenregion war nur noch in der Umgebung der Cylinderscheide Stärke vorhanden. Die Kornreste waren meist sehr klein (wie Fig. 84) und zeigten in einzelnen Fällen tertiäre Anlagerungen. Nicht selten waren Lösungsstadien diarcher Stärkekörner, bei denen die 2 Einschlüsse der Lösung stärkeren Widerstand geleistet hatten und ausserdem noch eine Leiste von aufgelagerter Substanz stehen geblieben war, welche der Berührungsfläche beider Körner entsprach (Fig. 83). Die Schuppe 2 war noch ziemlich stärkereich; die Peripherie der Schuppe war teilweise stärkefrei, teilweise enthielt sie sehr kleine Reste (wie Fig. 84 *a*). Die Mitte enthielt noch reichlich grosse Körner, an denen, sobald sie exzentrisch geschichtet waren, Korrosionserscheinungen leicht aufzufinden waren. In der Achse 2 waren nur noch wenige Reste von Stärkekörnern zu sehen (Fig. 84). Auch Schuppe 3 war stärkereicher als Achse 3, glich sonst bezüglich der Stärkemenge der Schuppe 2. Achse 3 war stärkereicher als Achse 2. In Achse 3 und Schuppe 3 waren Spalten und Spaltenlösungen in einzelnen Zellen ziemlich häufig (Fig. 85), ebenso Körner mit primären Einschlüssen in allen Lösungsstadien. Schuppe 4 und Achse 4 waren stärkereicher als Schuppe 3; nur ihre Peripherie enthielt stärkefreie Zellen. Die Lösungserscheinungen an den Stärkekörnern waren wenig hervortretend. Schuppe 5 war noch voller Stärke. Die Körner waren, wie schon die der Schuppe 4, auffallend stark geschichtet, die exzentrischen häufig sehr stark zugespitzt (Fig. 86). Schuppe 6 war noch reicher an Stärke als Schuppe 5, und nur an den Körnern der Peripherie konnte man schwache Lösungserscheinungen nachweisen (Fig. 87).

c) Versuche mit Adoxa.

Beschleunigte Lösung der primären Körner infolge Beleuchtung der basalen Speicherschuppen; Anlagerung von Körnchen und Schichten an die angegriffenen Körner infolge der Assimilation der ergrünten Leukoplasten; Entstehung von zarten, gleichmässigen Schichten an den Stärkekörnern der wachsenden Rhizomspitze.

Digitized by Google

Ein Rhizom von der Gestalt der Fig. 88 wurde am 2. Juli, mit der Spitze nach unten, senkrecht in die Erde eines Blumentopfes gepflanzt, so dass nur noch die Speicherschuppen *a* und *b* sich ausserhalb der Erde befanden, und bis zum 10. August, hinter einem mit Pergamentpapier bedeckten Südfenster, gleichmässig feucht gehalten und stehen gelassen.

Am 10. August war die beleuchtete Rhizombasis schwach ergrünt. Die Ergrünung der Chromatophoren fiel da am meisten ins Auge, wo die Stärkekörner stark gelöst waren, also in den 3 äussersten Parenchymschichten der Organe. In den ergrünten Partieen der Spitze der Achse zeigten die Stärkekörner in den zwei äussersten Zellschichten kräftige Lösungserscheinungen; teilweise waren die Zellen dieser Schichten auch stärkefrei. Die stark grünen Chromatophoren hatten teilweise schon aus selbst erzeugtem Materiale neue Stärkekörnchen gebildet und sie, wo solche vorhanden waren, den primären Resten angelagert (Fig. 90 *a*). Meist waren die Anlagerungen seitlich am primären Korne erfolgt. Die Körner lagen dicht um den an Cytoplasmafäden aufgehängten Zellkern, stets im Cytoplasma, deutlich und unzweifelhaft völlig von diesem umschlossen (ebenso wie noch viele grössere Reste in inneren Zellen). Weiter nach innen zu waren die in den undeutlicher grün gefärbten Chromatophoren liegenden Stärkekornreste grösser und teilweise von einer neuen, dichten Schicht umlagert (90 *b*), so dass sie opak erschienen.

In der Region *n* des Achsenteiles, welcher dicht oberhalb der Schuppe *a* lag, fanden sich an den Stärkekörnern noch seitlich und locker angelagerte sekundäre Stärkekörnchen (Fig. 90 *c*), die sich ablösten, sobald das Chromatophor verquoll.

Schon in Schuppe *b* war kaum noch eine Lösungserscheinung wahrzunehmen. Die Körner dieser Schuppe erschienen scharf geschichtet und transparent. Ganz intakt und grob geschichtet waren die Körner der Schuppe *c*.

In den neu angelegten Schuppen α und β waren alle Stärkekörner äusserst zart und gleichmässig geschichtet (Fig. 92), und die Zahl der Schichten der mittelgrossen Körner in der Region *n* stimmte ziemlich genau mit der Tageszahl der Wachstumszeit. Es geht also hieraus mit einiger Wahrscheinlichkeit hervor, dass die Schichten dieser normal und gleichmässig heranwachsenden Stärkekörner ungefähr den Tages- und Nachtperioden entsprechen, also so zu sagen „Tagesringe" sind, und dass ihre Zartheit dem langsamen Wachstume der Körner entspricht. Mehrere gleich behandelte Rhizome zeigten analoge Erscheinungen.

Versuch, welcher dem vorhergehenden gleich war, aber unter Ausschluss des Lichtes durchgeführt wurde. Ein Rhizom wurde genau so behandelt wie das Rhizom 88 im vorigen Versuche, nur wurde die Basis nicht dem Lichte ausgesetzt, sondern mit Erde bedeckt gehalten. Nachdem das Rhizom vom 2. Juli bis 15. August in der Erde gestanden hatte und sich an der Spitze (α, β, Fig. 93 B) verdickt hatte, wurde Basis und Spitze untersucht. Es zeigte sich, dass die Stärkekörner der Basis fast alle ganz gleichmässig zugespitzt waren. Anlagerungen kamen nicht vor, da ja hier die Chromatophoren nicht assimilieren konnten. In der Achsenanschwellung ober-

Digitized by Google

halb der Schuppe *d* (Fig. 93 B) waren die Stärkekörner ziemlich grob und normal unregelmässig geschichtet; noch gröber waren die Schichten der Stärkekörner in Schuppe *e*. Dagegen zeigten die Stärkekörner der Achse zwischen α und β so zarte Schichten, wie sie in Fig. 92 dargestellt sind, und ebenso gleichmässig und fein erschienen die Körner der Schuppe β geschichtet.

Entstehung einer kräftigeren Schicht infolge geänderter Vegetationsbedingungen. Ein Rhizomstück, welches fast genau die Morphologie des in Fig. 88 abgebildeten Rhizomes besass, wurde am 14. Juli von seiner Mutterpflanze entfernt, auf feuchte Erde gelegt, mit einem grossen Becherglas bedeckt und schwach beleuchtet. Bis zum 15. August hatte sich das Blättchen α, welches ein wenig weiter entwickelt war als das der Fig. 88, weiter und ein Blättchen β neu entwickelt. Das Blättchen α zeigte nun in allen seinen Stärkekörnern eine gröbere Schichtung, wie sie in Fig. 94 und 95 dargestellt ist. In β waren die Schichten der Stärkekörner ganz gleichartig. Es hatten sich also die veränderten Einflüsse auf die halb erwachsenen Stärkekörner der Schuppe α geltend gemacht. Ganz ähnlich verhielten sich noch 3 gleichzeitig ausgelegte Rhizomstücke.

Verschiebung der Stärkekörner am Chromatophor und dadurch bewirkte Aenderung der Schichtenrichtung.

Drei Rhizomstücke, welche seit dem 14. Juli in mässig feuchter Erde eines Blumentopfes gelegen hatten, wurden in gleicher Weise zu dem folgenden Versuche benutzt. Alle drei gaben ganz das gleiche Resultat, und ich beschreibe deshalb nur das eine der Rhizome.

Von dem in Fig. 96 A dargestellten Rhizome wurde die junge Schuppe *f* auf die Form ihrer Stärkekörner untersucht, indem seitlich eine Spur der Schuppe entfernt wurde. Die Körner zeigten zarte und homogene normale Schichten. Das Rhizom wurde nun am 19. August senkrecht, mit der Spitze nach oben in die Erde gesetzt, so dass Schuppe *e* noch beleuchtet war, dann wurde ein kleines Becherglas über die Pflanze gestülpt und die Pflanze an ein Südfenster gestellt, welches mit Pergamentpapier bedeckt war, um das direkte Sonnenlicht abzuhalten. Es geschah dies, um die Zellen der heranwachsenden Schuppe *g* zur zeitweiligen Lösung der Substanz der an den Chromatophoren wachsenden Stärkekörner zu veranlassen und die Stärkekörner beweglich in den Chromatophoren zu machen. Ich wusste aus Erfahrung, dass die in Lösung begriffenen Körner sich oft in den Chromatophoren verschieben und hatte ja beobachtet, dass die beleuchteten Rhizomstücke ihre Körner mehr oder weniger energisch angreifen.

Am 12. September war die Schuppe *g* zu der in Fig. 96 B *g* abgebildeten Grösse herangewachsen. Schuppe *g* war deutlich, Schuppe *e* und *f* waren sehr stark ergrünt. Schuppe *g* enthielt jetzt etwas ungleich stark geschichtete, aber sonst normale Körner (Fig. 97 *g*).

Die Pflanze wurde am 12. Sept. umgekehrt, so dass die Basis der senkrecht stehenden Pflanze nach oben sah und dem Lichte zugekehrt war. Schuppe *a* und *b* ragten aus der Erde heraus, Schuppe *g* war vor Licht geschützt. Die Pflanze wurde nun in ein Kalthaus gestellt, dessen Temperatur zwischen 12

Digitized by Google

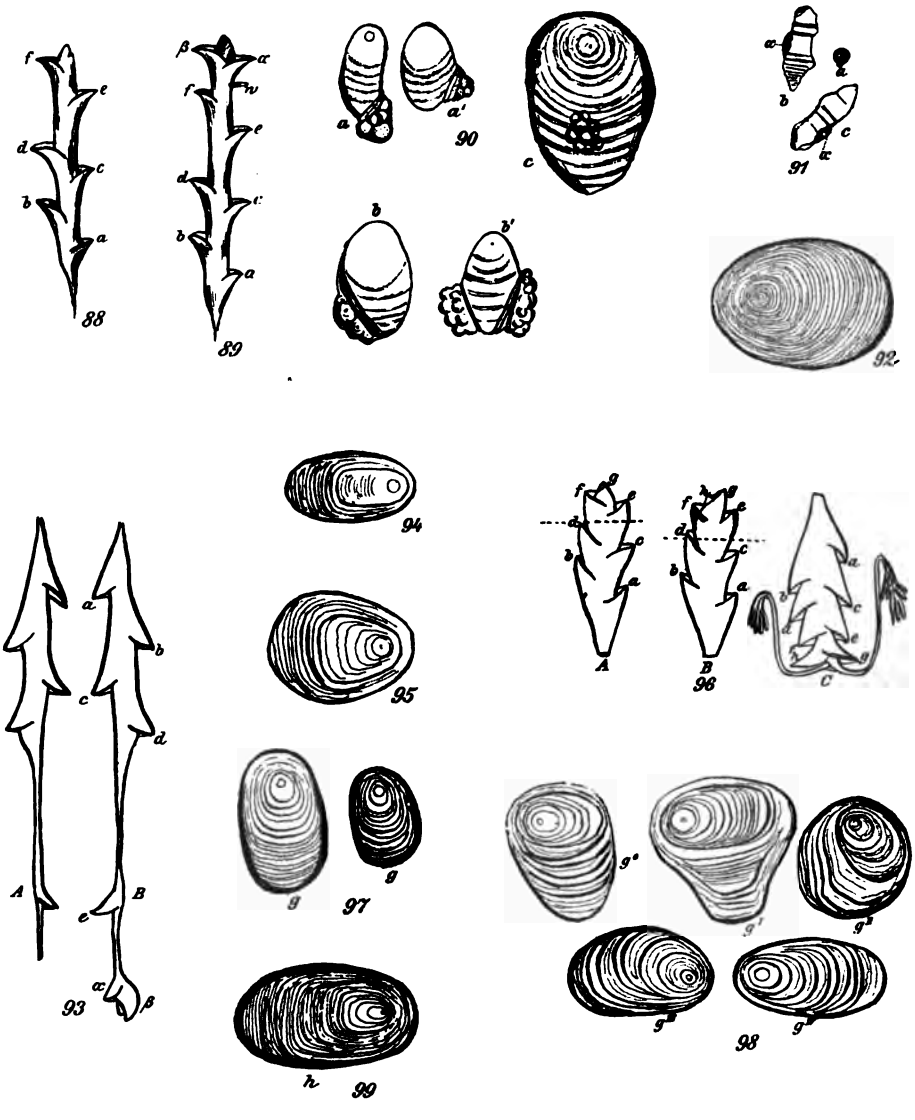


Fig. 88 bis 99.
Versuche mit Adoxa.

88. Adoxarhizom am 2. Juli.
89. Dasselbe Rhizom am 10. August.
90 *a* bis *b'*. Reste von primären Stärkekörnern mit sekundären Anlagerungen, aus der ergrünten Spitze des Rhizomes 88.
90 *c*. In Lösung begriffenes Stärkekorn mit lose anliegenden, im Chromatophor neu erzeugten Stärkekörnchen.
91 *b* und *c*. Stärkekornreste aus Rhizom 88, mit seitlich ansitzender Hauptmasse des Chromatophors *n*; *a* Chromatophor mit Stärkekörnchen.
92. Stärkekörner aus den neu angelegten Schuppen, mit dünnen, gleichmässigen Schichten.
93 *a*. Rhizom am 2. Juli; 93 *b* dasselbe Rhizom am 15. August.
94 und 95. Stärkekörner, welche infolge geänderter Vegetationsbedingungen eine kräftige Schicht erhalten hatten.
96 A, B, C. Ein und dasselbe, zu einem Versuche über Abänderung der Schichtenrichtung benutzte Rhizom.
97, 98, 99. Stärkekörner aus Rhizom 96.

Digitized by Google

und 15° schwankte, und beleuchtet. Die Umkehrung sollte eine Drehung der in den Chromatophoren heranwachsenden Körner bewirken und zugleich ein ungestörtes Weiterwachsen der Schuppe *g* und deren Stärkekörner veranlassen. Schuppe *a* und *b* wurden durch die Beleuchtung zur Abgabe von Stärke veranlasst, und die wachsende Speicherschuppe *g* wurde der hemmenden Wirkung des Lichtes entzogen.

Am 2. Januar wurde das Rhizom geerntet. Es hatte die Form der Fig. 96 C erlangt. *f* war kaum mehr gewachsen, dagegen hatte *g* an Grösse zugenommen, und waren noch eine Speicherschuppe *h* und 2 Laubblattanlagen herangewachsen.

Die Schuppe *g* zeigte nun fast an der Hälfte der Körner Drehung der Schichten, die verschieden stark war, wie es in Fig. 98 g^0, g', g'', g''' dargestellt ist. Andere Körner waren normal geschichtet. Es war dieses der erwartete Effekt. Bei der Umlagerung der Körner in den Zellen hatte sich die Hauptmasse der Chromatophoren an den Stärkekörnern verschoben und so die Entstehung der veränderten Schichtenrichtung herbeigeführt.

U. Monographie der Stärkekörner des Endosperms von Hordeum distichum L.

Mit Tafel 1.

Schon aus den Angaben von Nägeli (III, S. 536, 1858), Trecul (I, 1858) und Arthur Gris (I, p. 110) über die in den Endospermen der Gramineen vorkommenden Stärkekörner geht hervor, dass alle Gramineenendosperme monarche zentrische Stärkekörner erzeugen. Viele Gräser enthalten in den Chromatophoren ihres Endosperms zumeist je ein kugelförmiges oder isodiametrisches Stärkekorn. Dahin gehören Pharus scaber, Zea Mais, zahlreiche Paniceae (z. B. Panicum miliaceum), Ampelodesmos tenax Lk., Gymnopogon foliosus Nees, Uniola latifolia Mich., die untersuchten Bambusaceae, viele Andropogon-Arten (nach Nägeli).

Ferner giebt es monarche zentrische linsenförmige Stärkekörner, wie wir sie für Hordeum kennen lernen werden, und ovale der gleichen Art. Oval sind z. B. nach Nägeli die Stärkekörner von Boissiera bromoides Hochst. und nach Nägeli und Gris von Bromus-Arten. Ich finde die Stärkekörnchen von Bromus secalinus L., von denen ich in Fig. O einige im Umrisse dargestellt habe, ziemlich mannigfaltig gestaltet, doch meist oval und etwas flach zusammengedrückt. Es ist mir wahrscheinlich, dass ihre Entwickelungsgeschichte derjenigen der Stärkekörner von Hordeum sehr ähnlich ist.

Gewöhnlich findet man in denjenigen Endospermen, welche diese solitären Körner führen, auch adelphische in ziemlich gleicher Anzahl, so z. B. bei Lucaea colorata Hochst., Ophiurus aethiopicus Rupr., Elymus, Aegopyrum, Aegilops, Stipa, Triticum, Hordeum, Secale.

In vielen Gramineenendospermen findet man zuletzt polyadelphische Stärkekörner; dahin gehören z. B. Phalaris canariensis L., Holcus lanatus L., Alopec-

Digitized by Google

urus-Arten, Phragmites communis TRIN., Echinaria capitata DESF., Chloris petraea THUNB., sehr viele Avenaceen und Festucaceen.

So leicht verständlich das Zustandekommen der Gestalt der isodiametrischen und polyadelphischen Stärkekörner ist, so wenig verständlich ist von vorneherein die Entstehung linsenförmiger Stärkekörner, wie wir sie bei den Gramineen häufig finden, und hauptsächlich aus diesem Grunde habe ich die Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner von Hordeum untersucht.

α) Entwickelungsgeschichte. Die Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner von Hordeum ist an Querschnitten aus der Mitte der wachsenden Frucht und an Zellen der in Fig. A mit *n* bezeichneten Region des Endosperms verfolgt worden. Die Schnitte wurden in Zuckerlösung, die einzelnen Stärkekörner in Wasser untersucht.

Sind die Zellteilungen im Endosperm fast beendet, so findet man die Zellen beinahe stärkefrei, die Zellkerne an Cytoplasmafäden, die Chromatophoren als kleine, meist gelblich gefärbte Klümpchen mit vereinzelten Stärkeeinschlüssen (Fig. B *a*) in der Nähe des Zellkernes, oder auch sonst im Cytoplasma verteilt. Die Stärkekörnchen sind teils kugelförmig, teils länglich, trotz ihrer äusserst geringen Grösse. Sind die Teilungen der Endospermzellen vollendet, so wachsen die Zellen lebhaft heran; ihr Cytoplasma ist jetzt meist schaumig. In den Chromatophoren, von denen ungefähr 25 in jeder Zelle liegen, sieht man je 2—10 (Fig. C *a*), selten nur 1 Stärkekörnchen. Die Substanz der Chromatophoren ist jetzt äusserst schwierig sichtbar und sehr empfindlich, so dass die polyadelphischen Körner sich leicht in der Zelle verteilen. Zerfallen die Chromatophoren, so erkennt man, dass die Stärkekörnchen derselben recht verschiedenartige Gestalt besitzen. In Fig. C *b* und D sind zahlreiche Einzelkörner abgebildet. Meist sind die Körnchen halbmondförmig oder seitlich-flachgedrückt-bohnenförmig. Diese eigentümlichen Formen der adelphischen Körner erklären sich aus der ungleichzeitigen Anlage der Stärkekörner und der Wachstumshinderung, welche sie durch einander erfahren. So entsteht z. B. ein Korn, wie die Figuren D *a* und *a'* es von 2 Seiten zeigen, dadurch, daß neben dem schon durch seitliche Wachstumsbehinderung flach gewordenen Korne ein kleines rundes Korn entstand, welches dann dem älteren Korne partiell die Zufuhr an Krystallisationsmaterial abschnitt und es zwang, seitliche Zipfel zu bilden.

Sind die Endospermzellen etwa zu $^1/_3$ ihrer definitiven Grösse herangewachsen, so haben mittelgrosse Chromatophoren und Stärkekörner etwa die Gestalt und Grösse der Fig. E erlangt. Es beginnen nun einzelne Stärkekörner eines Chromatophors besonders kräftig zu wachsen, während andere im Wachstum durch zahlreiche jetzt neu in jedem Chromatophor entstehende aber kaum wachsende Stärkekörnchen behindert werden, andere wohl auch gelöst worden sind. Selten sind Chromatophoren, welche nur kleine Stärkekörnchen führen (Fig. E *d*).

Die grösseren Stärkekörner (E *a*, *b*, *c*) sind opak, doch lässt sich erkennen, dass ihre Mitte manchmal dichter, manchmal dünner als die Peripherie ist, und man erkennt auch hie und da eine diffuse Schicht. Halbmondförmige Stärkekörner werden jetzt schon seltener, dafür finden sich solche, deren seit-

Digitized by Google

liche Bucht beinahe geschlossen ist (Fig. E *b*), und solche, welche durch Ausfüllung der Bucht entstanden sind, häufiger.

Haben bei Weiterentwickelung des Endosperms die Grosskörner im Mittel die Grösse der Figuren F und G erreicht, so sind die Endospermzellen allermeist schon so sehr mit Stärke angefüllt, dass die Erkennung der Grenzen der einzelnen Chromatophoren äusserst schwierig wird; jedoch gelingt es noch hie und da, mit Sicherheit zu erkennen, dass eine Gruppe oder mehrere Gruppen kleiner Stärkekörnchen mit einem grossen Stärkekorn zusammen in einem Chromatophor liegen, dessen jetzt gelbliche Substanz gerade in den Gruppen der Kleinkörner deutlich zu erkennen ist. Im allgemeinen ist jetzt allseitige Abrundung der Grosskörner eingetreten. Selten sieht man noch solch ein bohnenförmiges Stärkekorn, wie es in Fig. G *d* und *d'* dargestellt ist; die halbmondförmigen und bohnenförmigen sind in linsenförmige übergegangen. Wie diese Umformung vor sich gegangen ist, lässt sich aus den im allgemeinen schon etwas deutlicher hervortretenden Schichten erkennen, wenn man dieselben bis in das Zentrum des Kornes hinein verfolgen kann, wie sie in Fig. F *b* dargestellt sind. Wie unter den früheren Jugendzuständen die stark abgeflachten halbmondförmigen und bohnenförmigen Gestalten, von denen sich die linsenförmigen ableiten, nicht die häufigsten sind, so finden wir auch jetzt zahlreiche Körner, welche unregelmässiger gestaltet und höckerig sind, wie die Fig. G *a*, *b*, *c* und *c'* es darstellen, und welche den häufigeren, durch Wachstumshinderung unregelmässig gestalteten, jugendlichen Formen entsprechen.

Wenn die Frucht fast ausgewachsen ist, so findet man die Grosskörner etwa bis zur Grösse der Fig. H *a* herangewachsen und alle noch ein klein wenig mehr abgerundet. Die Zahl der Kleinkörner hat zugenommen, und sind letztere gegeneinander teilweise schon abgeflacht; doch füllen die Stärkekörner die Zelle noch nicht völlig aus. Infolge der partiellen Wachstumshinderung des grossen Kornes durch die kleinen, bilden sich vertiefte Stellen in der Peripherie des Stärkekornes, wie sie in Fig. H *a* dargestellt sind. Diese Vertiefungen, welche also gleichsam Abdrücke der Kleinkörner sind, die in demselben Chromatophor mit dem Grosskorn entstanden, hat NÄGELI als Auflösungserscheinungen, als Gruben angesehen, welche durch Einwirkung des Fermentes entstanden sind. Er beschreibt sie (III, S. 126) und bildet sie von Secale und Triticum ab (III, Taf. 18, Fig. 10 bis 16). Risse irgend welcher Art lassen sich in den Stärkekörnern nicht auffinden, doch ist eine äusserst schwache Andeutung einer gleichmässig strahligen Struktur in manchen Körnern zu sehen.

Beim Austrocknen der völlig reifen Früchte vermindert sich das Volumen des einzelnen Stärkekornes, wie aus dem folgenden Versuche hervorgeht. Nimmt man ein ausgewachsenes Stärkekorn aus der Zelle einer reifen, noch nicht ausgetrockneten Frucht heraus, legt es auf den Objektträger und beobachtet man es dann unausgesetzt, so sieht man, dass es sich langsam kontrahiert, so dass z. B. ein Korn, welches anfangs den Umriss der Fig. H *c* β hatte, nach dem Austrocknen den der Fig. H *c* α annahm.

In ausgewachsenen, trockenen Früchten liegen die Grosskörner mit ihrem grössten Durchmesser meist in der Längsrichtung der Zellen, deshalb auch in den Querschnittsflächen der Frucht; sie sind von Kleinkörnern dicht umgeben. An einzelnen Körnern liessen sich auf den Kanten der linsenförmigen Körner

Digitized by Google

auftretende Spalten vom Charakter der in Fig. N *d'* dargestellten Spalte nachweisen, wie sie NÄGELI (III, S. 12) schon erkannt und abgebildet hat (III, Fig. 21 *i*, *l*, Taf. 23) für Triticum turgidum. Risse anderer Art sah ich niemals.

Untersuchen wir die Schichtung aller successiven Entwickelungsstadien genau, so erkennen wir mit Sicherheit, dass alle Schichten, die wir finden können, den Umrissen von vorkommenden Jugendstadien entsprechen; es lassen sich auch die Umrisse aller vorkommenden Jugendstadien in Form von Schichten alter Körner wiederfinden. Dass diese Untersuchung etwas schwierig durchzuführen ist, hat zwei Gründe. Der erste Grund ist der, dass die ganz jungen Stärkekörner nur selten ein paar schwache Schichten ausbilden, teilweise wahrscheinlich deshalb ungeschichtet erscheinen, weil die schwach lichtbrechenden Schichten zu dünn sind, um gesehen zu werden. Der zweite Grund besteht darin, dass am Ende des Wachstums dem Stärkekorn eine so dichte Schicht aufgelagert wird, dass die zarten Schichten der Körner mittleren Alters wieder fast völlig verdeckt werden.

In Fig. L *a* bis *d* habe ich versucht, diesen interessanten Wechsel der Deutlichkeit der Schichten darzustellen. Gewöhnlich sind also noch in Körnern der Grösse von Fig. L *a* nur wenige diffuse Schichten zu sehen, wobei zu bemerken ist, dass der Rand durch Interferenzlinien undeutlich wird, also vielleicht schon deutliche Schichten besitzt, ohne dass sie sichtbar sind. Körner der Grösse L *b* erscheinen dann in ihrem äusseren Teile ziemlich gleichartig, scharf und deutlich geschichtet. Wenn nach Beendigung des Endospermwachstums die weitere Auflagerung von Stärkesubstanz ungestört vor sich gegangen ist, verschwinden die Schichten scheinbar, das noch feuchte Korn wird opak, nur die kräftigsten Schichten des Korninneren schimmern durch die dichte äussere Schicht hindurch, wie kräftige Linien durch eine Platte von Milchglas. Dass die Schichten nur verdeckt wurden, lehren die Erscheinungen, welche wir bei der Lösung beobachten.

b) Die Auflösung der Grosskörner in der Pflanze, sowie durch in Wasser gelöste Diastase und durch Speichel.

Untersucht man die Erscheinungen, welche an den Stärkekörnern der keimenden Gerstensamen auftreten, so findet man selbst in einer Zelle so verschiedenartige Lösungsformen nebeneinander, dass man sich kaum darüber klar werden kann, in welcher Reihenfolge die dort zu beobachtenden Erscheinungen sich an einem einzelnen Stärkekorn folgen. Da nun die nach längerer Einwirkung von Speichel, besonders aber von Malzauszug auftretenden Erscheinungen denjenigen gleichen, welche an den Stärkekörnern der keimenden Früchte zu beobachten sind, so ist es für das richtige Verständnis der letzteren vorteilhaft, wenn man zuerst die Erscheinungen studiert, welche ein einzelnes Stärkekorn unter dem Einflusse dieser Enzyme zeigt.

Die Einwirkung von Speichel:

Vermischt man 5 ccm Speichel mit 2,5 ccm Wasser und 2,5 ccm Glycerin, reibt das Gemisch mit etwas Thymol in einem Reibschälchen an, und filtriert man das Gemisch dann, so erhält man eine durch Zusatz von einigen Thymolkryställchen oder etwas Chloroform bakterienfrei zu erhaltende Fermentflüssigkeit, die so energisch wirkt, dass man die Einwirkung derselben auf ein einzelnes

Digitized by Google

Stärkekorn, welches unter einem durch ein Haar gestützten Deckglase in der Enzymlösung liegt, leicht verfolgen kann.

Um zugleich den Einfluss festzustellen, welchen das Austrocknen der Stärkekörner auf die Lösungserscheinungen hat, wurden zuerst Stärkekörner aus noch nicht völlig, jedoch fast ausgewachsenen Früchten verwendet, in denen die Schichten noch mässig leicht erkennbar waren. Wenn dieselben einige Zeit bei gewöhnlicher Temperatur im Speichel lagen, schien es, als würden sie etwas opaker. Der Grund dafür liegt vielleicht in ungleichmässiger Füllung der Poren mit stärker lichtbrechender Lösung, welche durch Angriff der Substanz entsteht.

Nach ungefähr 2—6 Stunden, je nach Stärkekorn früher oder später, zeigen die Stärkekörner stets äusserst feine Kanälchen, welche geradlinig, die Schichten der Stärkekörner rechtwinkelig schneidend, nach der Mitte der Körner vordringen, und zwar gleich von vorneherein verschieden tief, oft nur einige Schichten durchbrechend, oft die Kornmitte fast erreichend. Diese äusserst feinen „Kanäle" (Fig. J a' und a, a) treten allseitig am Korne auf, doch bevorzugen sie die breiteste Symmetrieebene des Kornes. Nach ungefähr 5 Stunden treten in zahlreichen noch intakten oder schon mit Kanälen versehenen Stärkekörnern im Innern „Risse" auf, grobe Spalten, welche anfangs nicht die Peripherie durchbrechen (Fig. J $b' \beta$). Die Kanäle verbreitern sich mehr und mehr, und das Ferment greift von ihnen aus die weniger stark lichtbrechenden Schichten schneller an als die dichteren (Fig. J c), so dass die Kanäle an einzelnen Stellen Verbreiterungen zeigen. Bald sieht man auch die innere Substanz von den Rissen aus angegriffen werden (Fig. J c'). Ob dieser Angriff der Risswände erfolgen kann, ohne dass vorher ein offener Zugang geschaffen wird, habe ich hier nicht untersucht; gewöhnlich findet man bei Beginn der Lösung die Risse schon in Verbindung mit Kanälen wie in Fig. J c'. Nach 12 Stunden sind hauptsächlich die von der Kante entspringenden Kanäle zahlreicher geworden, und auch die innere Lösung ist dann weiter fortgeschritten (Fig. J d und d' ein und dasselbe Korn). Des weiteren nimmt die Zerstörung denselben Verlauf, wie er für die Einwirkung der Diastase, ausserhalb und innerhalb des Endosperms, weiter unten geschildert ist. Die Wirkung der Diastase und des verdünnten, bei gewöhnlicher Temperatur wirkenden Speichels unterscheiden sich nur dadurch voneinander, dass die durch verdünnten Speichel erzeugten Kanäle sich gewöhnlich nach innen verbreitern, während die durch Diastase erzeugten Kanäle sich bald aussen erweitern; unverdünnter Speichel wirkt wie Diastase.

Die Einwirkung des Speichels auf trockene Körner scheint etwas langsamer zu beginnen, wahrscheinlich deshalb, weil der Speichel langsamer in die trockenen Körner eindringt, dann aber geht die Zerstörung der trockenen Stärkekörner relativ schnell vor sich. Das Austrocknen hat augenscheinlich der Kanalbildung vorgearbeitet; wie wir wissen, entstehen ja in der Kante trockener Körner häufig sogar Spalten. Die Kanäle sind gleich anfangs gröber und zahlreicher, vorzüglich an der Kante oft so reichlich vorhanden, dass die Körner in zwei uhrglasförmige Hälften zerfallen. Hält man Speichel durch Chloroform bakterienfrei und erwärmt man ihn mit Gerstenstärke auf 40°, so tritt völlige Lösung der Stärkekörner meist schon innerhalb 5 Stunden ein. NÄGELI (III, S. 118) hat die Einwirkung des Speichels auf trockene Weizenstärke studiert. Die Beschreibung des Verlaufes der Lösung ist wenig klar, doch ist hervorzuheben,

Digitized by Google

dass NÄGELI die Kanäle „Poren" schon als wirkliche Löcher auffasst, auch die Spaltenbildung an der schmalen Kante der Körner richtig beschreibt und auf die dort schon in den intakten Körnern vorhandenen Risse zurückführt. Er betont auch, dass die Auflösung der peripherischen Kornsubstanz durch den Speichel wahrscheinlich deshalb sehr unbedeutend sei, weil das Stärkekorn so schnell von innen resorbiert werde. Von Extraktion (der Granulose) durch den Speichel redet NÄGELI nicht und erwähnt die von mir hervorgehobenen „Risse" an keiner Stelle.

Die Einwirkung von Diastase:

Zu den Versuchen mit Diastaselösung wurde letztere folgendermassen hergestellt: 50 g gekeimte und getrocknete Gerste wurden mit 50 g Wasser und 2 g Chloroform fein zerrieben und nach 12-stündigem Stehen filtriert. Zu dem Filtrate wurden einige Tropfen Chloroform gegeben.

Wurden Stärkekörner noch nicht völlig reifer Samen mit der völlig bakterienfrei bleibenden Diastaselösung übergossen, so traten erst am 3. Tage Lösungserscheinungen hervor. Dann war im allgemeinen der weitere Verlauf der Lösung ganz der gleiche wie beim verdünnten Speichel, nur traten die zentralen Spalten langsamer auf. und waren die Kanäle meist sofort bei ihrer Anlage kürzer und wurden meist bald aussen breiter. Die Differenz erklärt sich wahrscheinlich aus der relativ langsamen Diffusion der Spaltungsprodukte, welche durch Diastase entstehen, und die schwächer quellende Wirkung der Diastase. In Fig. K ist ein mit Diastase behandeltes Korn abgebildet. Weitere Lösungserscheinungen glichen denen, welche im keimenden Samen beobachtet werden können, völlig.

BARANETZKY (I, S. 48) hat die Wirkung von Malzauszug auf die trockenen Stärkekörner von Triticum beschrieben. Er übersah die ersten Stadien der Kanalbildung und erwähnt die Rissbildung nicht.

Lösung im keimenden Samen: Die Lösungserscheinungen, welche die Grosskörner in den keimenden Samen von Triticum, Hordeum, Secale zeigen, sind von TRÉCUL (I, Pl. 12, Fig. 54) abgebildet und beschrieben worden; eingehender noch hat sich GRIS (I, S. 110) mit diesen Erscheinungen beschäftigt. GRIS beschreibt den Lösungsvorgang nur oberflächlich, bildet aber die korrodierten Körner richtig ab; er legt besonderen Wert auf die Entstehung der groben, zentralen Spalten, die er übrigens bei Secale montanum schon in trockenen, intakten Körnern (S. 113) vorfand. BARANETZKY (I, S. 50) korrigiert für Triticum vulgare die unrichtige Angabe von SACHS (Bot. Zeit. 1862, S. 47), dass bei der Lösung ein sich mit Jod weinrot färbendes Skelett entstände. Sehr eingehend beschreibt KRABBE (I) die Lösungserscheinungen für Triticum vulgare, Hordeum vulgare und Secale cereale. Er konstruiert sich den Verlauf des Lösungsvorganges nur aus den Bildern, welche die nebeneinander vorkommenden, sehr verschiedenen Lösungsstadien der verschiedenen Stärkekörner des keimenden Samens zeigen, geht von der falschen Anschauung aus, die Diastase vermöge nicht in die Substanz der Körner einzudringen, übersieht die zartesten Anfänge der Kanäle und berücksichtigt, im Gegensatze zu GRIS, die zentralen Spalten gar nicht; er hält die verschiedenen wirksamen Faktoren nicht scharf auseinander und gelangt so zu einer unrichtigen Auffassung des Vorganges.

Untersucht man keimende Samen von Hordeum, so findet man die Körner

Digitized by Google

in der Nähe des Schildchens am stärksten angegriffen, doch sieht man auch sehr bald in Zellen, welche weit vom Schildchen entfernt liegen, Lösungserscheinungen an einzelnen Stärkekörnern. Untersucht man die dem Schildchen entgegengesetzte Region des Gerstensamens bei Früchten, welche etwa 3 Tage im Boden lagen und eben ausgetrieben haben, so sieht man in den Grosskörnern fast stets ganz zarte, oft sehr tief eindringende, hellere, radial verlaufende Linien (Fig. M *c*), die eben entstandenen Kanäle, ohne dass die Körner sonst angegriffen sind. Die Linien sind ganz homogen und treten bei 1000facher Vergrösserung scharf hervor. In keimenden Samen, deren Blätter etwa 4 cm lang sind, findet man in der gleichen Region des Samens neben der beschriebenen Erscheinung weitere Kanäle, zentrale Risse (Fig. N *e β*) und Spalten in der Kante des Kornes. Kleinere Grosskörner findet man meist innen ausgehöhlt und mit derben Kanälen und Rissen versehen (Fig. N *g*). Neben den zartesten Anfängen der Kanäle findet man an den Stärkekörnern aus der nächsten Umgebung des Schildchens eben auskeimender Samen alle Lösungsstadien bis zum Zerfall der Körner in verschiedene Stücke, oft in einer einzigen Zelle bei einander. Man sieht also solche mit weiteren Kanälen (Fig. M *a* und *b*), mit Spalten in den schmalen Kanten, wie sie in Fig. M *d* und *d'* für ein Korn dargestellt sind, mit einer ringsum laufenden Spalte an der Kante, deren Seitenflächen stark angegriffen sind, so dass die Schichten deutlich hervortreten (Fig. N *d'''*), ferner auch solche, welche durch eine solche verlängerte Spalte in 2 uhrglasförmige Hälften zerfallen (Fig. N *d''*). Dann finden sich Körner, in welchen zentrale Risse, Kanäle und von den Kanälen ausgehende, in die weichen Schichten eingedrungene Aetzungen vorkommen (Fig. N *f*), und solche Körner, deren Kanäle, Risse und die den Schichten folgenden Korrosionen so gross geworden sind, dass die Körner unregelmässig durchlöchert erscheinen und schliesslich in unregelmässige Stücke zerfallen, welche zuletzt auch in Lösung gehen. Der ganze Lösungsvorgang eines Kornes kann sich in 3 Tagen abspielen.

Ich versuchte, unreife Gerstensamen keimen zu lassen, doch gelang der Versuch nicht; dagegen keimte unreifer Roggen leicht, und die Stärkekörner wurden dann in den Zellen genau so angegriffen, wie wir es für die Einwirkung des Malzauszuges kennen gelernt haben.

V. Monographie der Stärkekörner von Dieffenbachia Seguina Schott.

a) Die Stärkekörner in den verschieden alten Internodien einer Pflanze von Dieffenbachia Seguina.

Dieffenbachia Seguina ist eine Aroidee mit einer fleischigen, am unteren Teile, soweit die Wurzeln in den Boden eindringen, am Boden niederliegenden, mit dem oberen Teile senkrecht aufrecht wachsenden, etwa 4—5 cm dicken vegetativen Achse. Dieselbe ist grün, soweit sie dem Lichte ausgesetzt ist, und erzeugt in vielen Zellen ihres Gewebes äusserst stark exzentrisch geschichtete Stärkekörner in dunkelgrünen Chromatophoren, so dass sich die Pflanze zur Entscheidung mancher Fragen über die Beziehung zwischen Form

Digitized by Google

des Chromatophors und Form und Schichtung des Stärkekornes vorzüglich eignet.

Zur Feststellung der Beziehung zwischen Biologie der Zellen und Form und Schichtung der in diesen Zellen enthaltenen Stärkekörner ist jedoch die Pflanze deshalb wenig zweckmässig, weil die Zellen des Querschnittes der Achse zu ungleichmässig bezüglich der Lösung der Stärkekörner in Anspruch genommen werden, und weil die Auflagerung der Stärke nicht nur von der Zufuhr der durch die Blätter assimilierten Kohlehydrate, sondern auch von der Assimilation der Chloroplasten selbst einigermassen abhängt. Ich habe nur eine einzige Pflanze, deren Biologie ich nur aus der fertigen Morphologie derselben erschliessen konnte, genau untersucht, erhielt aber dabei Resultate, welche die bei Adoxa gewonnenen Resultate vollkommen bestätigten und ergänzten.

Die Pflanze war im Warmhause, frei in den Boden ausgepflanzt worden, war etwa 150 cm hoch und besass 34 Internodien, von denen 13 Blätter trugen. Das jüngste entfaltete Blatt ist eben etwa $^3/_4$ ausgewachsen. Am 17. Internodium, von oben an gerechnet, sind die ersten, ganz kurzen Wurzeln zu bemerken. Erst die Wurzeln am 22. Internodium sind in den Boden eingedrungen und reich in demselben verzweigt, bis 3 dcm lang. Am 33. Internodium erscheint die Achselknospe zu einem etwa 12 mm dicken Zweige ausgewachsen, welcher zwei kleine (Spreite 15 cm lang) Blätter trägt.

Der Querschnitt der ausgewachsenen Achse zeigt eine ungefähr 6 mm dicke Rinde. Dieselbe besteht aus Parenchymzellen, welche Chloroplasten führen, die in der Peripherie der Rinde besonders gross und dunkelgrün sind, jedoch stets nur sehr kleine, peripherisch wachsende Stärkekörnchen tragen. Rinde und Leitbündelcylinder sind nicht durch eine Leitbündelcylinderscheide voneinander getrennt, ebensowenig sind die zahlreichen Leitbündel des Leitbündelcylinders von einer besonderen Scheide umgeben. Die Chromatophoren der Parenchymzellen des Leitbündels tragen niemals grosse Stärkekörner, dagegen wachsen in den Chromatophoren derjenigen Parenchymzellen, welche den Leitbündeln direkt angrenzen, normalerweise grosse Körner. Es können 1—8 Zellschichten der Leitbündelumgebung reichlich Stärke führen; das hängt von den biologischen Verhältnissen ab.

In biologischer Beziehung kann man an unserer Pflanze 6 Regionen unterscheiden:

1) die Region der relativ lebhaften Streckung der Internodien (Internodium 1—7),
2) die Region des langsamen Dickenwachstums der Internodien (Internodium 8—10),
3) die Region der kräftig ergrünten, ausgewachsenen Internodien (Internodium 11—16),
4) die Region der nicht in den Boden eingedrungenen, kurzen Wurzeln (17—21),
5) die Region der kräftig verzweigten, in den Boden eingedrungenen Wurzeln (22—31),
6) die Region des Zweige treibenden Endes (32, 33).

Wir beachten nur die Zellen des Leitbbündelcylinders.

Digitized by Google

Region 1. Das erste Internodium, welches erst 1 cm lang ist, in dessen Leitbündeln kaum eine Trachee angelegt ist, enthält in allen Parenchymzellen des Leitbündelcylinders kleine, hellgrüne Chromatophoren, die in einzelnen Zellen verschieden grosse, gerade (selten auch gekrümmte), gestreckte, walzenförmige Stärkekörnchen tragen. Das verschiedenartige Aussehen der Körnchen, die seitlich geöffnete Schichtung vieler Körner etc. lassen erkennen, dass hier Lösung und Anlagerung der Stärkesubstanz der Stärkekörnchen in unregelmässigem Wechsel in den einzelnen Zellchen erfolgte. Im 2 cm langen 2. und im 3 cm langen 3. Internodium, in welchen noch keine Leitbündel fertig ausgeformt sind, ist die Verteilung der unregelmässigen Stärkekörnchen ebenfalls noch eine annähernd gleichmässige im ganzen Leitbündelcylinderparenchym. Die Chromatophoren sind etwas gewachsen. Die Stärkekörner haben ungefähr die gleiche Grösse wie in Internodium 1 (Fig. D α, Taf. 2). Schräg an den Chromatophoren liegende Stärkekörnchen (Fig. D δ, Taf. 2) kommen zahlreich vor. Es findet eben in manchen Zellen lebhaftere Lösung der hier und da schon etwas grösser gewordenen Körner statt, in anderen Zellen erfolgt etwas kräftigeres Wachstum der Körner.

Im 4., 4 cm langen Internodium erscheinen die Stärkekörnchen in der Nähe der Leitbündel, welche fast fertig ausgestaltet sind, etwas stärker gewachsen als in dem übrigen Parenchym; es erfolgt von nun an ein bevorzugtes Wachstum der Stärkekörner, welche in den Parenchymzellen liegen, die den Leitbündeln angrenzen, während die Stärkekörner der übrigen Parenchymzellen schwankend ganz gelöst und ganz neu gebildet werden, im allgemeinen wenig wachsen.

Die zur Leitung der Nährstoffe dienenden Leitbündel umgeben sich anscheinend direkt mit einer Hülle von Reservestoffen, was zweckmässig erscheint und auch erklärlich ist, da der Strom der Kohlehydrate immer durch diese, die Leitbündel umgebenden Zellen hindurchführt, die Chromatophoren dieser Zellen also relativ reichlich Material zur Stärkebildung zugeführt erhalten.

Wir betrachten von jetzt ab nur die Stärkekörner, welche sich in etwa 6 die Leitbündel umgehenden Zellschichten finden.

In Internodium 5 und 6 sind diese Stärkekörner, ebenso wie die Chromatophoren etwas stärker herangewachsen, aber erst von Internodium 7 (Fig. E, Taf. 2) an beobachtet man ein gleichmässiges und schnelleres Zunehmen der Grösse der Stärkekörner. Es ist ja jetzt das hauptsächlichste Wachstum der Zellen vollendet, und die Stärkekörner in der Nähe der Leitbündel werden weniger oft in Anspruch genommen, die energische Ablösung von Stärkesubstanz findet bei ihnen seltener statt, häufiger die Auflagerung von neuen Stärkeschichten.

In Internodium 9, wo nur noch langsames Dickenwachstum der Internodien stattfindet, die an den Internodien sitzenden Laubblätter kräftig assimilieren, die Chloroplasten der Rinde ebenfalls, sieht man um die jetzt fast überall völlig ausgebildeten Leitbündel schon 3 Zellschichten mit relativ grossen, geraden, walzenförmigen Stärkekörnern gefüllt. Ein relativ grosses Korn ist in Fig. F, Taf. 2, genau abgebildet. Wie überall finden sich auch hier vereinzelte anomale

Digitized by Google

Körner, deren Vorkommen ganz erklärlich ist, da hier und da der Stärkevorrat einzelner Zellen stark in Anspruch genommen wird. Im allgemeinen ist aber vom 9. bis 21. Internodium die allergrösste Anzahl der Stärkekörner normal und gerade. In älteren Internodien nimmt die Zahl der normalen, grossen Körner sogar zu, die Zahl der Ausnahmen wird seltener, was leicht erklärlich ist, wenn man bedenkt, dass die Anomalie daher rührt, dass die Chromatophoren nur bei sehr energischer Lösung der Stärkekörner ihren Platz verlassen. Die anomal gestalteten Körner sind also die, welche zugleich in den periodisch am meisten auf Stärkeabfuhr beanspruchten Zellen liegen, fallen also deshalb auch leichter der völligen Lösung anheim, während die normalen, welche in weniger beanspruchten Zellen liegen, ruhig weiter wachsen. Vom 9. Internodium an beginnt auch die Anhäufung der Stärkekörner am Boden der Zellen und die Fähigkeit der Umlagerung der Körner, beim Drehen der Zelle, von welcher wir nachher reden wollen.

In den nächstfolgenden Internodien, dem 10., 11., 12., 13., sind die Chromatophoren und Stärkekörner gewachsen; die „Stärkescheide" ist 3—4 Zelllagen dick. Im 14. Internodium, welches blattfrei ist, haben die Chromatophoren schon eine dunkelgrüne Farbe angenommen. Aus dem 15. Internodium ist ein normales Korn in Fig. G, Taf. 2, dargestellt.

Aus Internodium 17, 18, 19, 20, 21 sind einige kurze Wurzeln hervorgebrochen, nach ihrem Aussehen zu urteilen, wahrscheinlich schon vor Monaten; dementsprechend findet man in der Nähe der Wurzeln Anomalieen etwas häufiger, im übrigen sind Chromatophoren und Stärkekörner meist in normaler Weise weitergewachsen, wie es Fig. H zeigt. Die Chromatophoren haben im allgemeinen in Internodium 21 ihre maximale Grösse erreicht. In Internodium 21 macht sich der Einfluss der aus Internodium 22 hervorgewachsenen Nebenwurzeln schon dadurch bemerkbar, dass die Basis der Körner relativ kräftige Schichtung zeigt. Die Stärkescheide ist jetzt am dicksten, 5—7 Zelllagen stark.

Während bisher die Mehrzahl der Stärkekörner der Stärkescheide wesentlich lang-cylinderisch mit kreisrundem Querschnitte war, die dicksten Stellen der Schichtungen alle parallel und quer gestellt verliefen, wie es bei schwächerer Vergrösserung (600-fach) von einem Korn der Stärkescheide aus Internodium 20 nochmals in Fig. Q, Taf. 2, dargestellt ist, ändert sich das Bild der Stärkekörner im 23. Internodium ungemein. Die Stärkekörner einer Zelle der Stärkescheide bieten dort ungefähr das Bild, welches in Fig. P (ebenfalls bei 600-facher Vergrösserung) dargestellt ist. Es ist diese Erscheinung leicht erklärlich. Vom 23. bis zum 33. Internodium, dem Ende der Achse, trägt jedes Internodium eine Anzahl 3—4 cm langer, reich verzweigter Wurzeln. Diese Wurzeln wuchsen ungefähr vor einem Jahre heran und nahmen in dieser Zeit die Stärkekörner ihrer Internodien so kräftig in Anspruch, dass energische Lösung eintrat. Dabei verschob sich die Chromatophorenmasse an den Stärkekörnern. Da die meisten Stärkekörner quer auf dem Boden der Zellen lagen, rückte die Hauptmasse vieler Chromatophoren seitlich, und es begann bei vielen Stärkekörnern eine Anlagerung von Stärkesubstanz rechtwinklig zur Achse des neuen Kornes (Fig. P, O, L β). Aber auch andere Unregelmässigkeiten im Bau des Kornes wurden jetzt durch Verschiebung und Zerteilung der beweglich gewordenen Chromatophorensubstanz eingeleitet, so dass anomale Körner sehr zahlreich auf-

Digitized by Google

treten, die wir früher nur selten in ganz vereinzelten Zellen der Stärkescheide auffanden. So z. B. finden sich Körner wie Fig. N, die durch geringe seitliche Verschiebung und Auseinanderfliessen der Hauptmasse des Chromatophors entstanden, häufig; ebenso sieht man auch Körner mit mehreren Auswüchsen, wie sie in Fig. M, L α und J α dargestellt sind, sehr häufig. Ueberall kann man jetzt die quantitativen Beziehungen zwischen Masse der Chromatophoren und Quantität der unter dieser Masse heranwachsenden Stärkesubstanz leicht feststellen, da die Chromatophoren, wie wir aus der Morphologie der Pflanzen schliessen dürfen, jetzt allermeist hauptsächlich Stärke bilden, daher allermeist fest an einer Stelle am Stärkekorn sitzen. Man stellt auch leicht fest, dadurch, dass man Stärkekörner, die anscheinend mehrere Chromatophoren an sich sitzen haben, mit, in der gleichen Zelle, neben ihnen liegenden normalen Stärkekörnern vergleicht, wie es z. B. in Fig. J, K, L geschehen ist, dass die Masse der scheinbar zu mehreren an einem Stärkekorn sitzenden Chromatophoren zusammen ungefähr gleich der Masse des Chromatophors eines normalen Stärkekornes ist. Es steht das im vollsten Einklange mit der Anschauung, dass wir in diesen anomalen Fällen nur eine unregelmässige Verteilung der Masse eines Chromatophors vor uns haben.

In Internodium 25 konnte man einen Unterschied zwischen den stärker angegriffenen Stärkekörnern der Unterseite, der Wurzelseite, und der Oberseite in der Weise konstatieren, dass die Oberseite weniger anomale und grössere Körner enthielt als die Unterseite. In Internodium 26 nahm die Dicke der Stärkescheide ab; sie bestand nur aus 4 Zellschichten; hier war also die Lösung der Stärkekörner besonders stark. In noch tieferen Internodien (vorzüglich in 29) sah man auch häufig Zellen, deren Körner sicher schon viele kräftige Lösungsperioden durchgemacht hatten. Es rührt einmal daher, dass die ältesten Internodien an und für sich von den kräftiger wachsenden Teilen der Pflanze am stärksten auf Stärkesubstanz beansprucht werden, dann aber auch daher, dass am Internodium 33 ein kleiner Zweig ausgewachsen war, welcher zu seinem Wachstum den nächstliegenden Internodien sicher früher Stärke entzogen hatte. Jetzt beanspruchte er nur noch das älteste Internodium 33, in dessen Zellen auch die weiter aussen gelegenen Zellen der Stärkescheide kräftige Lösung und dabei auch Verschiebung der Chromatophoren zeigten. In anderen Zellen lagerten die teilweise gewanderten Chromatophoren jedoch noch kräftig Stärkesubstanz an, erzeugten anscheinend auch sekundäre Körner, wie es z. B. Fig. R zeigt.

Bemerken will ich noch, dass 2, selten 3 Körner von vornherein in einem Chromatophor wachsen können, so dass sich solche Körner, wie ich sie in Fig. S aus Internodium 20 abgebildet habe, in allen Internodien ausnahmsweise finden. Ich habe dieses Korn deshalb abgebildet, weil es zeigt, dass wesentliche Verschiebungen des Chromatophors auch bei diesen Körnern durch das wachsende Stärkekorn selbst eintreten können.

b) Die Lage der Stärkekörner im Protoplasten.

Die Lage der Stärkekörner und der damit verbundenen Chloroplasten im Protoplasten ist ähnlich wie bei Oxalis Ortgiesi, d. h. die Stärkekörner liegen flach im Wandbeleg, mit ihrer Längsachse der Zellwand parallel. Man untersucht den Wandbeleg, indem man sowohl Querschnitte als Längsschnitte eines

Digitized by Google

aufrecht stehenden Achsenstückes in eine 8—10-proz. Salpeterlösung, welche mit Eosin gefärbt ist, einlegt. Man beobachtet die Plasmolyse und kann die verschiedenen Stadien derselben fixieren und färben, indem man direkt einen Tropfen 1-proz. Osmiumsäure unter das Deckglas, zu dem Präparate bringt.

Man beobachtet dann, dass der Cytoplasma-Wandbeleg viel dicker ist als bei Oxalis Ortgiesi, dass derselbe relativ schwach lichtbrechend ist, auch nur mit schwach lichtbrechender Kontur gegen den Vakuolenraum abgegrenzt ist und leicht schaumig wird. In dieser anscheinend wenig zähflüssigen Cytoplasmamasse schieben sich also die Stärkekörner beim Umdrehen der Zelle leicht hin und her, zwischen den beiden Oberflächenhäutchen hingleitend, und legen sich schliesslich oft parallel und fast stets in einfacher Schicht nebeneinander auf den Boden der Zelle. Dabei findet eine Verschiebung des zähflüssigen Chloroplasten niemals statt, solange derselbe nicht die Lösung der Stärkekörner einleitet. Legt man einen dicken Längsschnitt einer Achse, welche längere Zeit aufrecht stand, ohne Einschlussflüssigkeit in eine feuchte Kammer, so kann man innerhalb einiger Stunden die Stärkekörner an der Seitenwand hinabrutschen und sich auf die untere Fläche schieben sehen; sie fallen nie durch das Lumen der Zelle hindurch.

Eine Verschiebung der Stärkekörner in den Chloroplasten findet während der Zeit, in welcher die Chloroplasten lösend wirken, relativ leicht statt, vielleicht noch leichter kurz nach der Lösung, sobald sich das Chromatophor zur Kondensationsarbeit anschickt. Drehung der Achsen, bei welcher Umlagerung der Stärkekörner eintritt, scheint die Verschiebung zu befördern. Mehrere Versuche, welche zu der eben mitgeteilten Auffassung führten, wurden angestellt, wie der folgende.

Ein Stück der beschriebenen Achse von Dieffenfachia mit Internodium $^1/_2$17, 18, $^1/_2$19 wurde am 22. Dezember in den Vermehrungskasten gelegt. Am 22. Februar wurden die Stärkekörner der Achse, welche, wie es im Kapitel „Lösungserscheinungen bei Dieffenbachia" beschrieben ist, einen 2 dcm langen Spross getrieben hatte, untersucht. Alle Chloroplasten lagen noch an der Basis der in starker Lösung begriffenen Stärkekörner. Es wurde nun das Achsenstück in einen Topf gepflanzt und im Stecklingskasten weiter getrieben. Es bildeten sich noch ein paar Blätter aus, die jedesmal nach Vollendung ihrer Entwickelung abgeschnitten wurden. Am 10. März wurde der Topf 6 Stunden umgedreht hingestellt, so dass die Chromatophoren sich umlagern konnten, dann wurde die Pflanze im Stecklingskasten weiter wachsen gelassen.

Am 18. März wurden die Chromatophoren untersucht. Es hatte eine schwache Anlagerung von Stärkesubstsnz an die korrodierten Körner, infolge der Assimilationsarbeit eines heranwachsenden Laubblattes, stattgefunden, wie es in Fig. L, Taf. 3, dargestellt ist. An einer grösseren Anzahl von Stärkekörnern war eine schwache seitliche Verschiebung der Hauptmasse der Chloroplastensubstanz, wie sie ebenfalls in Fig. L dargestellt ist, festzustellen.

Da bei Dieffenbachia die Grana relativ fest sind und dem Drucke lebhaft Widerstand leisten, das Cytoplasma dagegen leichtflüssig ist, so müssen wir erwarten, dass Körner, welche zu mehreren in einem Chloroplasten wachsen, sich wesentlich selbständig verhalten, heranwachsen wie 2 isolierte Körner; dass grüne Partieen des Chloroplasten, wenn sie zwischen zwei Körnern ein-

Digitized by Google

geschlossen werden, nicht herausgepresst werden, sondern zwischen den Körnern immer eine relativ dicke Schicht bilden. Dadurch entstehen Körner, welche einmal normal exzentrisch geschichtet sind und dann an den Stellen, welche benachbart sind, auch relativ stark an Dicke zunehmen müssen. Ein solches Korn ist in Fig. S, Taf. 2, abgebildet. Umschliessungen habe ich nie beobachtet; nach dem über den Protoplasten Gesagten sind sie auch nicht zu erwarten.

c) Die Lösung der Stärkekörner von Dieffenbachia und ihre Beziehung zu der Gestalt des Chromatophors.

α) Lösung in der Zelle. Am 22. Dezember wurde ein aus einem ganzen und zwei halben Internodien ($^1/_2$17, 18, $^1/_2$19) bestehendes Stück der früher beschriebenen Achse horizontal in den Vermehrungskasten gelegt, nachdem vorher ein Stück von Internodium 17 in Spiritus (30-proz.) aufbewahrt worden war. Am 22. Februar hatte sich die Knospe am Internodium 18 entwickelt; das längste Blatt war 2 dcm lang. Eine schon früher angelegte Wurzel hatte ein paar kleine Zweige getrieben.

Es wurden nun Internodium 17 und vorzüglich auch 18 untersucht, deren Stärkekörner in lebhafter Lösung begriffen waren. Die Stärkekörner in den äussersten Zellen der Stärkeschichten waren am stärksten angegriffen. Die Stärkekörner lagen fast alle nebeneinander auf dem Boden der Zellen.

Zuerst wurden an dem Materiale Beobachtungen über die Fragen angestellt, ob die Chloroplasten ihre Eigenschaften geändert hätten, und ob sie sich verschoben hätten. Die Chromatophoren der in Lösung begriffenen Stärkekörner waren anscheinend heller und grobkörniger geworden. In keiner intakten Zelle der teilweise ohne Einschlussmittel, teilweise in 5 bis 10-proz. Salpeterlösung untersuchten Schnitte hatten die Chromatophoren die Basis der Stärkekörner verlassen. Aber es war sehr auffallend, dass in dem Materiale vom 22. Februar die Hauptmasse der Chromatophoren sofort von der Basis der Stärkekörner nach deren Mitte rutschte, wenn die Zelle im geringsten verletzt wurde.

Der direkte Vergleich der intakten Stärkekörner aus Internodium 17 vom 22. Dezember und der gleichen Stärkekörner, welche in Lösung begriffen waren, lehrte das Folgende.

Die fast monotonen Stärkekörner der Mitte der Stärkescheide der Leitbündel aus dem Achsenstück vom 22. Dezember sind normal walzenförmig (Fig. A, Taf. 3) mit teilweise oder grösstenteils rings geschlossenen Schichten und relativ zahlreichen und breiten, weniger dichten Schichten an der Basis des Kornes. In den peripherischen Zellen der Stärkescheide, liegen Körner, welche in der durch die bei allen diesen Stärkekörnern (auch bei A) erkennbare, rings geschlossene, wenig dichte Schicht angezeigten Lösungsperiode relativ viel Substanz verloren haben. Die Spitze dieser Stärkekörner ist deshalb etwas verschmälert, und man findet den Kern häufig nicht mehr vor; die Basis ist dagegen relativ breit geworden, wie es in Fig. E, Taf. 3, dargestellt ist.

Untersucht man analoge Regionen des Rhizomes, dessen Stärkekörner in kräftiger Lösung begriffen sind (am 22. Februar), so findet man, dass die Stärkekörner in der Mitte der Stärkescheide (Fig. A) vorzüglich an der Seitenfläche, doch auch an der Spitze und mehr an der Basis Substanz verloren haben.

Digitized by Google

Es zeigt sich unzweifelhaft, dass die basalen, wenig dichten Schichten relativ schnell gelöst worden sind (Fig. B, C, D). Die Spitze ist nicht selten rund geblieben (Fig. B), da an dieser lange Zeit die Flächen von Schichten dem lösenden Fermente entgegentreten. Gewöhnlich hält die Spitze so lange stand, dass die Körner zusehends schmäler an der Basis werden und dort auch an Länge abnehmen, ehe auch an der Spitze die Schichten alle seitlich geöffnet sind. Ist aber dieser Zustand erreicht (Fig. C), so schreitet dann auch das Abtragen der Spitze, meist unter scharfer Zuspitzung derselben, schnell vorwärts (Fig. D). Die Basis, an welcher das Chromatophor sitzt, verliert in Richtung der Achse etwas mehr Substanz, als von der Seitenfläche abgetragen wird, auch erkennt man die etwas energischere Lösung innerhalb der basalen Anhäufung der Chromatophorenmasse an dem Entstehen von Zuspitzungen und Spitzchen an der Basis des Kornes (Fig. B).

Die Stärkekörner aus der Peripherie der Stärkescheide (Fig. E), deren Spitze von vornherein schon angegriffen war, spitzen sich dementsprechend schneller zu und liefern Lösungsstadien, wie sie in Fig. F, G, H dargestellt sind.

Zur Prüfung der Beziehung zwischen Dicke der Stromaschicht und Energie der Lösung war es nötig, die Chloroplasten mit Sublimatalkohol zu härten und zu färben. Die Färbung mit ALTMANN'S Fuchsin gelingt nicht immer gleich gut, aber auch dann, wenn sie schlecht gelingt, so dass Korn und Chromatophor das Aussehen der Fig. K erhält, sieht man doch, dass die Chromatophorenschicht an der Spitze der gelösten Körner dicker ist als an der Spitze monoton herangewachsener Körner, vor der Lösung.

Bei guter Färbung konnte man schon mit der homogenen Immersion $^1/_{12}$ von ZEISS, viel besser mit der homogenen Apochromat-Immersion von ZEISS, sehr klar erkennen, dass die Schicht sehr häufig in den Vertiefungen eine größere Dicke besass als an den weniger angegriffenen Stellen (Fig. a, Taf. 3). An den stärker angegriffenen Spitzen verhielt sich die Schicht verschieden; manchmal war sie dicker, manchmal kaum dicker als an den weniger angegriffenen Stellen, so dass wahrscheinlich ein ganz langsames Abfliessen der Chromatophorensubstanz nach der Basis zu stattfindet.

Einen ferneren Anhaltspunkt für die Beurteilung der Beziehung zwischen Chromatophorengestalt und den Lösungserscheinungen, welche unsere Stärkekörner zeigten, kann das Verhalten der intakten Stärkekörner aus dem Stücke vom 22. Dezember gegen konzentrierte Schwefelsäure abgeben. Trocknet man einen Schnitt des Alkoholmaterials unter dem Deckglase aus, stellt eins der in Rede stehenden Stärkekörner scharf ein, fügt konzentrierte Schwefelsäure hinzu, so sieht man, dass die Schwefelsäure das Korn anfangs an der Basis schneller angreift als an der runden Spitze, zugleich in der Region der kräftigsten wenig dichten Schichten, wo auch in der Pflanze bei der Lösung eine Einschnürung auftritt, das Korn tief einschnürt; ist der Kern an der Spitze jedoch erst gelöst, so tritt auch hier Kürzerwerden des Kornes ein. Von der Seite wird das Korn ausser an der Stelle der Einschnürung im allgemeinen gleichmässig angegriffen, so dass keine Zuspitzung des Kornes an der Basis und an der Spitze auftritt.

Andere Versuche über die Lösung der Körner in der Pflanze, welche durch-

Digitized by Google

geführt wurden, ergaben prinzipiell stets das gleiche Resultat. Erwähnenswert ist nur noch das Verhalten der Stärkekörner aus Internodium 24, welche im intakten Zustande den Figuren M, N und O, Taf. 3, glichen. Körner der Form M, N und O wurden allgemein in der Weise gelöst, dass einmal die Basis, an welcher, so wie Fig. S und T es zeigen, die Hauptmasse des Chromatophors sass, zugespitzt und besonders stark angegriffen erschien, wie es in Fig. Q, P, W und U, Taf. 3, dargestellt ist, und zugleich auch die anderen Enden sich mehr oder weniger verschmälert hatten.

Sehr interessant ist das Auftreten von Längsfurchen, teilweise auch oberflächlichen Längsrissen an den Spitzen und an der Basis der Körner.

Die beschriebenen Lösungserscheinungen der Stärkekörner von Dieffenbachia zeigen mit Sicherheit, dass das Chromatophor bei der Lösung der Stärkekörner mitwirkt. Es würde die Zuspitzung der Körner an der Spitze ohne die Mitwirkung des Chromatophors kaum erklärlich sein, die wir ja auch in gleicher Weise bei Pellionia finden. Auch die Zuspitzung der Körner an der Basis ist in der hier, vorzüglich aber bei Pellionia vorliegenden Form nur unter der Annahme erklärlich, dass das Chromatophor bei der Lösung mitwirkt. Alle Erscheinungen werden verständlich, wenn man folgende Erklärung derselben giebt. Die Diastase wird in dem Stroma erzeugt und der Hauptsache nach gelöst gehalten; sie wirkt hauptsächlich lokal, die Oberfläche des Stärkekornes abtragend. Wie wir wissen, wirkt Diastase dann, wenn die Spaltungsprodukte der Stärke sich nicht anhäufen, proportional ihrer Menge. Eine dickere Schicht der Chromatophorensubstanz wird deshalb unter Umständen eine kräftigere Lösung der Stärke bewirken als eine dünnere, allerdings in stets sehr geschwächter Proportionalität. Da die farblose Schicht an der Spitze der Stärkekörner stark lösend wirkt, so ist anzunehmen, dass die Diastase im Stroma entsteht. Das Stärkekorn von Dieffenbachia wird also ringsum von dem Chromatophor angegriffen. An der Basis ist die Wirkung anfangs etwas kräftiger als an der Spitze, weil dort eine grössere Menge Stroma liegt (Fig. F und a, Taf. 3), allerdings durchsetzt von einer sehr grossen Menge von nicht wirksamen Grana. Zugleich spielt das schnellere Oeffnen der Schichten an der Basis mit, welches durch Vergrösserung der Oberfläche eine schnellere Lösung gestattet. Beginnt Zuspitzung des Kornes, so verdickt sich augenblicklich die Stromaschicht, die Lösung wird energischer, entsprechend der Formung des Stromas geleitet und durch das Oeffnen der Schichten ebenfalls erleichtert. Die Risse, welche durch den energischer wirkenden Malzauszug im Innern des Kornes entstehen, entstehen in der lebenden Zelle nur oberflächlich und werden von dem Stroma äusserlich vertieft und verbreitert (Fig. U).

β) Auflösung der Stärkekörner von Dieffenbachia durch Ptyalinlösung. Um zu sehen, wie sich in Auflagerung von Substanz begriffene Stärkekörner gegen den Angriff von einem kräftig lösenden Fermente verhalten, welches das Stärkekorn rings umspült, wurden Versuche mit Ptyalinlösung angestellt. Ich stellte dieselbe aus Merck's Ptyalin. activ. nach folgender Vorschrift dar: 10 g Ptyalin. activ., 0,2 Natr. carb. cryst., 200 g Wasser, 0,5 g

Digitized by Google

Thymol 2 Stunden bei 40° erwärmt und dann filtriert. Das Filtrat wurde mit Thymol versetzt.

Die Stärke wurde im September aus zerriebenen Rhizomstücken ausgeschlämmt, mit Wasser gewaschen, feucht verwendet und in Thymolwasser aufbewahrt. Die Stärkekörner enthielten einen durch eine relativ kräftige Lösungsschicht leicht kenntlichen Einschluss, waren sonst normal und infolge der Auflagerung der letzten Schichten unter günstigen Assimilationsverhältnissen in der Peripherie relativ dicht gebaut.

Als die Ptyalinlösung 2 Tage bei 40° auf die Stärkekörner eingewirkt hatte, liess sich auf der Oberfläche aller Stärkekörner eine feine Punktierung, oder besser gesagt Rauheit, erkennen. Die äusserste Schicht wurde anscheinend ziemlich gleichmässig angegriffen; indem das Ferment zwischen die Krystallfasern der Schicht eindrang, wurden die Trichitenbüschel nicht nur von der Spitze, sondern auch bald seitlich angeätzt, so dass die Fläche fein rauh wurde (Fig. c, Taf. 3).

Nach 3 Tagen zeigten zahlreiche Stärkekörner, welche an der Basis relativ leicht seitlich zu öffnende, schwach lichtbrechende Schichten besassen, dort besonders starke Lösungserscheinungen. Die seitlich geöffneten grobporösen Schichten waren äusserst schnell angegriffen worden, so dass starke Einschnürungen an der Basis der Körner entstanden (Fig. d). In einzelnen Fällen lösten sich dichtere Schichten dadurch los, dass weniger dichte hinter ihnen weggelöst wurden (Fig. e).

In seltenen Fällen bilden sich spontan an der Oberfläche der Stärkekörner Risschen, welche zu zarten oder kräftigen Rinnen vertieft werden. In manchen Stärkekörnern bilden sich Risse. Man sieht dann, dass von dem Risse aus die Lösung sehr schnell nach allen Seiten vorschreitet, vorzüglich den Einschluss schnell angreifend, so verschieden gestaltete Höhlen und Lücken im Stärkekorn erzeugend. Ist ein Korn etwas gedrückt worden, so dass zahlreichere Sprünge entstanden, so kann es überall im Innern gleichmässig angegriffen werden, wie ein Stück Hutzucker, welches im Wasser liegt. Man findet die Körner dann schon nach 3 Tagen transparent, feinkörnig, gleichsam gitterartig, indem aus allen Schichten Partieen herausgelöst wurden, vorzüglich im Zentrum (Fig. b).

Nach weiterem dreiwöchentlichen Liegen der Körner in der Ptyalinlösung bei gewöhnlicher Temperatur fand ich die Stärkekörner nur wenig in gleicher Richtung verändert.

Es wurde die Lösung jetzt wiederum mit den Stärkekörnern auf 40° erwärmt. Nach weiteren 8 Tagen der Erwärmung waren schon sehr viele Körner gelöst, viele der übrig gebliebenen hatten an Länge und vorzüglich an Breite um mehr als die Hälfte abgenommen, ohne dass sie ihre Form stark verändert hatten, nur waren sie an der Basis stärker zugespitzt. Dazwischen kamen Körner vor, deren Basis infolge des Vorhandenseins einzelner sehr wenig lichtbrechender Schichten tief eingeschnitten war, wie es in Fig. f und g dargestellt ist. Besonders hervorzuheben ist, dass sehr viele Körner an der Spitze nicht bis zum Kern hinab gelöst waren, dass also die Spitze energischen Widerstand gegen den Angriff des Fermentes bot. Wo die Lösung sehr weit fortgeschritten war, fand sich die Spitze wohl bis über den Kern angegriffen, dann aber aller-

Digitized by Google

meist sehr stumpf wie Fig. g, und in den sehr wenigen Fällen einer schwachen Zuspitzung niemals in einer Form, wie sie in Fig. H, U und R, Taf. 3, dargestellt ist. Ein Transparenterwerden der Substanz findet vielleicht bei der Lösung in Ptyalin statt, doch liess sich dasselbe wegen der starken Grössenabnahme der Körner nicht sicher erkennen. Ob die Peripherie der stark angegriffenen Körner relativ schwach lichtbrechend wird, ob das Korn von einer Schicht relativ porös gewordener Substanz umgeben ist, wie das nach dem anfänglichen Körnigwerden der äusseren Schicht (Fig. c, Taf. 3) zu erwarten ist, konnte ich nicht entscheiden, doch war auch jetzt die Oberfläche sehr häufig deutlich porös oder körnig rauh, jedoch kamen auch anscheinend glatte Körner vor.

Nach dieser Untersuchung darf man behaupten, dass die Lösung der Stärkekörner durch Ptyalinlösung bei 40° ungefähr so schnell verläuft wie in der Zelle, und dass die Form dieser Lösung der Form der Lösung in der Zelle ganz gleich ist, mit Ausnahme derjenigen Punkte, welche einerseits durch den Einschluss des Fermentes in die zähe Flüssigkeit des das Stärkekorn umgebenden Stromas des lebenden Chromatophors, anderseits durch die gleichmässige Verteilung des Ptyalins in der wässerigen Lösung, welche das Stärkekorn umspült, voraussichtlich anders sein müssen. Nach weiterer 6-wöchentlicher Behandlung mit Ptyalinlösung bei 40° war die Lösung auch der widerstandsfähigeren Stärkekörner in gleicher Weise fortgeschritten.

γ) Einwirkung von frischem, filtriertem menschlichen Speichel bei 40°. Speichel wirkt sehr energisch lösend auf die Stärkekörner ein. Schon nach 24-stündiger Einwirkung war eine grosse Anzahl der Stärkekörner so weit gelöst, wie es die Fig. g und i darstellt. Die Auflösung durch Speichel erfolgt also viel schneller als in der Pflanze. Zugleich tritt gegenüber der Wirkung der Ptyalinlösung eine Differenz in der Weise auf, dass oft ein sehr schwaches Skelett von dem basalen Teile des Kornes zurückbleibt, welches ebenso lang sein kann wie der noch unverändert zurückgebliebene Teil des halb gelösten Kornes. Die Form der Lösung ist sonst die gleiche wie im vorigen Falle.

δ) Lösung der Stärkekörner von Dieffenbachia durch Malzauszug. Die Einwirkung des Malzauszuges auf feuchte, frisch aus der lebenden Zelle genommene Stärkekörner von Dieffenbachia ist entschieden weniger energisch als die der Ptyalinlösung und des Speichels; man muss deshalb einen wirksamen Malzauszug im Dunkeln bei gewöhnlicher Temperatur, unter Zusatz von Chloroform etwa 3 Wochen einwirken lassen, wenn man deutliche Lösungserscheinungen erhalten will. Wenn man einen Teil der so lange der Diastasewirkung ausgesetzten Stärkekörner in Wasser aufbewahrt hat, dem man Chloroform zufügte, so kann man, nachdem man die mit Diastase behandelten Stärkekörner in chloroformhaltigem Wasser einige Stunden hat liegen gelassen, die beiden Stärkesorten direkt miteinander vergleichen. Es stellte sich bei dieser Vergleichung unzweifelhaft heraus, dass die mit Diastase behandelten Körner weniger stark lichtbrechend wirkten als die unbehandelten, dass also eine schwache, gleichmässige innere Lösung stattgefunden hatte.

Die Oberfläche der nicht mit Rissen versehenen Körner erschien in vielen Fällen glatt, niemals so stark porös wie bei den mit Speichel behandelten Körnern, aber sehr häufig doch mit zahlreichen kleinen Risschen und Pünktchen

Digitized by Google

versehen. An einem völlig intakten Korn war die äussere Arbeitsleistung des Fermentes so gering, dass die Form der Körner nicht verändert erschien, die äussere Lösung also auch oft nicht wahrgenommen werden konnte. War ein grösserer Riss in einem Korn entstanden, so erschienen die freigelegten lockeren Schichten sofort von der Seite angegriffen.

Nach weiteren 4 Monaten, während welcher der Malzauszug nicht gewechselt worden war, traten die Lösungserscheinungen so deutlich hervor, dass kein Zweifel darüber herrschen konnte, dass auch diejenigen Stärkekörner, welche keine Spur von Rissen besassen, Substanz an der Oberfläche verloren hatten; vorzüglich an der Basis der Stärkekörner war der Angriff überall deutlich festzustellen, Da, wo sehr zahlreiche Risse im Korne aufgetreten waren, war in sehr seltenen Fällen schwache Skelettbildung an einzelnen Stellen zu konstatieren. Die in Skelette verwandelten kleinen Partieen färbten sich mit Jod nicht oder schwach rötlich.

Noch energischer war die Einwirkung auf völlig rissfreie Körner bei Behandlung derselben Stärkekörner mit Malzauszug (1 + 10) bei 40°. Nach zweimonatlicher Einwirkung des durch Chloroform steril gehaltenen Malzextraktes waren die nicht rissigen Stärkekörner auf der Oberfläche fein punktiert (etwas schwächer wie Fig. c, Taf. 3). Einzelne Stärkekörner waren dabei an der Basis so stark gelöst wie das Korn *g*, Taf. 3. Alle Stärkekörner hatten so deutlich an Volumen abgenommen, dass auch die, welche fast noch glatt und wie intakt aussahen, ringsum Substanz verloren haben mussten. Es hatten also die Stärkekörner, welche jetzt noch keine Risse hatten, und es waren deren die Mehrzahl, eine gleichmässige Ablösung von Substanz erfahren, welche in ihrer Form der fast völlig glich, welche in der Zelle statthatte. Es geht also hieraus mit Sicherheit hervor, dass Diastase imstande ist, diese dichten Stärkekörner in ganz ähnlicher Weise anzugreifen, wie es die Chromatophoren vermögen. An einzelnen, mit Rissen versehenen Stärkekörnern und an der Basis einzelner intakter Körner war sehr schwache Skelettbildung wahrzunehmen, die jedoch ungeheuer viel schwächer war als bei der Speicheleinwirkung.

W. Monographie der Stärkekörner von Pellionia Daveauana.

a) Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner von Pellionia Daveauana und Rissbildung in denselben.

Das Pflänzchen besitzt exzentrisch geschichtete Stärkekörner, welche nicht so lang, dafür aber etwas breiter als die von Dieffenbachia werden und ebenfalls annähernd Rotationskörper sind; dabei sind sie von einem Chloroplasten umhüllt, dessen von Grana freie, den oberen Teil der Stärkekörner umhüllende Partie, vorzüglich bei im Schatten erwachsenen Pflanzen, nicht allzu dünn ist, so dass sie sich noch relativ leicht nachweisen lässt, obgleich die Stärkekörner den Eindruck machen, als sässen sie dem Chloroplasten frei auf. Hauptsächlich dieses Verhaltens wegen reihe ich diese Pflanze hier mit ein.

Die Stärkekörner von Pellionia sind von Dodel (I) und in einer fleissigen Arbeit von Binz (Ia) untersucht und beschrieben worden. Ich will gleich be-

Digitized by Google

merken, dass der Hauptfehler dieser Arbeiten darin besteht, dass die Autoren auf den Zusammenhang der Biologie der Pflanze mit der Entwickelungsgeschichte und Form der Stärkekörner keine Rücksicht nehmen und vorzüglich auch nicht beachteten, dass die Lösung des Stärkekornes lange vorher eine Rolle bei der Ausgestaltung des Stärkekornes spielte, ehe sie auffallend formverändernd auf das Stärkekorn wirkt. Bei einzelnen Punkten will ich hier auf die Arbeiten von Binz und Dodel eingehen; andere Bemerkungen über dieselben finden sich in den allgemeinen Kapiteln.

Dodel empfiehlt die Pflanze mit Recht für Uebungskurse. Vorzüglich eignen sich dazu Pflanzen, welche im Gewächshause etwas ungünstig beleuchtet wurden, so dass sich ihre Chloroplasten relativ langsam mit Stärkekörnern füllen. Solche Pflanzen haben augenscheinlich auch Binz und Dodel vorgelegen. Lässt man die Pflanzen in günstigem Lichte in kleinen Töpfchen wachsen, so dass sie nur ein Wurzelbüschel bilden können und gut ernährt sind, so füllen sich die Zellen der Pflanze sehr schnell und stark mit Stärke an, wodurch einmal die Chloroplasten zu sehr gedehnt werden, dann auch die Schnitte zu undurchsichtig werden. Relativ kümmerlich erwachsene Pflanzen besitzen ein schön durchsichtiges Gewebe, dabei dunkelgrüne, relativ grosse Chloroplasten und in diesen häufig gut zu erkennende Proteïnstoffkrystalle, alles sehr geeignete Verhältnisse für eine Demonstrationspflanze.

Leider besitzt Pellionia oft recht empfindliche Protoplasten und Chloroplasten, welche dann auch durch den aus dem Gewebe austretenden Schleim nicht vor Zerstörung geschützt sind. Es erklärt diese Eigenschaft die Fehler der Dodel'schen Abbildungen (Taf. V und VI); denn da diese mit „peinlichster Sorgfalt dargestellt" sind (S. 268), hat der Autor die Objekte so lange in Beobachtung gehabt, dass alle Chloroplasten zerstört wurden, und die Abbildungen an keiner Stelle den Verhältnissen entsprechen, welche man in intakten Zellen beobachtet.

Will man eine Entwickelungsgeschichte eines Stärkekornes der Pflanze durch Zusammenstellung der in successive älteren Internodien (in dem mittleren Teile der äusseren Rinde z. B.) vorkommenden Stärkekornformen zu einer Entwickelungsreihe konstruieren, so muss man gerade bei Pellionia ungemein auf die biologischen Verhältnisse des in Untersuchung zu nehmenden Individuums achten. Will man die normale Entwickelung eines Kornes vor dem Auftreten stark eingreifender Lösungsvorgänge studieren, so muss man die Pflanze unter ganz gleichmässigen Verhältnissen in gutem Lichte wachsen lassen, verhindern, dass sie an den mit in Untersuchung zu nehmenden Internodien Wurzeln erzeugt, nachsehen, dass die Teilungen in dem Rindenparenchym nicht anomal stark auftreten, und darf nur einfache, schwach verzweigte Sprosse wählen. Das letztere Moment ist nicht ausser Acht zu lassen, da die Pflanze sehr zur Sympodienbildung hinneigt.

In solchen Sprossen findet man im allgemeinen folgendes Verhalten der normalen, einfachen, einzeln in dem Chloroplasten wachsenden Stärkekörner und der Chloroplasten, welche in ihren Eigenschaften zwischen denen von Dieffenbachia und Oxalis Ortgiesi stehen.

In Internodien, von denen man kaum genügend dicke Schnitte herstellen kann, findet man oft in den kleinen Chloroplasten des mittleren Teiles der Rinde

Digitized by Google

und des Markes Stärkekörnchen, welche schon jetzt den Chloroplasten einseitig dehnen (Taf. 4, Fig. Q und R) und, sobald es ihre Grösse erlaubt, allermeist Schichtungen zeigen. Ich betone das letztere besonders, da BINZ (Ia, S. 8) der herkömmlichen Meinung gemäss angiebt, die jungen Stärkekörner zeigten keine Schichtung. Er sagt: „Es ist nun wichtig, hervorzuheben, dass die Differenzierung der innersten Schichten nicht von Anfang an zu erkennen ist; die Stärkekörner erreichen vielmehr eine ziemlich beträchtliche Grösse, bevor auch mit den besten Reagentien nur eine Spur von Schichtung wahrzunehmen ist. Gewöhnlich lassen sich die inneren vollständigen Schichten erst erkennen, wenn der Stärkebildner bereits vollständig kappenförmig geworden ist und vielleicht schon einige sich auskeilende Schichten angelegt sind." So verhält sich die Sache nicht, vielmehr hängt es ganz von der Biologie des Sprosses ab, dessen Stärkekörner man untersucht, ob die jüngsten Körner schwächer oder stärker geschichtet sind oder keine Schichten erkennen lassen.

Diese von vornherein exzentrisch gebauten Stärkekörnchen (Taf. 4, Fig. R), welche hier und da auch an der Basis etwas abgeplattet sind, wachsen nun mit dem Chloroplasten zugleich ziemlich schnell heran, dabei das Stroma stark dehnend (Taf. 4, Fig. L), so dass die Schichten an der Seite immer dünner werden, doch so, dass man bei den kräftigsten ein Geschlossensein immer erkennen kann, wie es bei den Körnern Taf. 4, Fig. J (77 μ lang) und U zu sehen ist. U stammt aus der schon in der Erde steckenden Basis eines Stecklings, welcher nur 6 Internodien lang war, wobei ich das Internodium schon mitzählte, welches 1 mm lang war. Wenn das Chromatophor nicht mehr wächst, wird das Stroma seitlich noch mehr gedehnt, und die Hauptmasse des Chloroplasten rundet sich hier und da auch stärker ab, so dass schon dadurch die Basis der Stärkekörner häufig an Breite abnimmt.

Ich will noch bemerken, dass die Chloroplasten in sehr jungen Internodien häufig in den Cytoplasmafäden, an welchen der Zellkern aufgehängt ist, liegen, in den Zellen alter Internodien, welche zufällig wieder zur Teilung schreiten, ebenfalls. In ausgewachsenen, ruhenden Zellen liegen alle Chloroplasten im Wandbelege. Wo Teilung alter, Stärke führender Zellen eintritt, hat dieser Vorgang auf die Form der Stärkekörner entschiedenen Einfluss, da teilweise kräftigere Lösung des Stärkekornes und Gestaltveränderung der Chloroplasten eintritt.

Anders gestalten sich die Erscheinungen in den jüngeren 5—6 Internodien solcher Pflanzen, welche unter ungünstigerer Beleuchtung, z. B. im diffusen Lichte am Boden eines Warmhauses und dort auf grösseren Bodenflächen, gewachsen sind. Die Pflanzen sind dann stärkeärmer, und die Stärkekörner sind in kurzen Zwischenräumen stärkerer Lösung ausgesetzt, da sie jedes Auswachsen einer Wurzel oder eines Zweiges, bei dem allgemeinen Nährstoffmangel, in lebhafte Mitleidenschaft zieht. Man findet den Stärkegehalt der noch nicht 4 mm langen Internodien sehr wechselnd. Selbst im Marke, in welchem die Stärkekörner zuerst auftreten, fehlen sie in Internodien von 4 mm Länge häufig; in dem äusseren Teile der Rinde, nach dem hin die Stärkefüllung der Chloroplasten nach und nach in tieferen Internodien fortschreitet, kann die Stärke noch in 8 mm langen Internodien fehlen. Die jüngsten Stärkekörner wachsen deshalb auch nicht mit den Chloroplasten heran, werden vielmehr allermeist in schon relativ grossen

Digitized by Google

Chloroplasten angelegt und führen darin, infolge der wechselnden Beanspruchung der Reservestoffe, anscheinend noch ein sehr labiles Dasein. Fig. D, Taf. 4, zeigt Stärkekörner aus einem 4 mm langen Internodium, welche von dem relativ grossen, kugeligen oder seltener ellipsoidischen Chloroplasten umhüllt sind und rundlich oder auch eiförmig erscheinen. In Fig. E, Taf. 4, sind Stärkekörner aus dem Marke eines 7 mm langen Internodiums abgebildet, von denen das grösste in seinem grossen Chloroplasten kugelig heranwuchs.

In älteren Internodien der in Rede stehenden Pflanzen sind, je nach der etwas besseren oder sehr schlechten Ernährung der Sprosse, die Schichten der Stärkekörner seitlich mehr oder weniger geöffnet. In mässig schlecht ernährten Pflanzen, wie man sie meist bei den Gewächshauspflanzen von Pellionia im Winter vor sich hat, sind in älteren Internodien Körner wie G, F, B häufig, bei denen die Schichten am Rande mehr oder weniger deutlich durch Lösung und wieder erfolgte Auflagerung ausgekeilt oder geöffnet erscheinen; in schlechter ernährten älteren Internodien sind Körner, wie sie in Fig. H dargestellt sind, mit durch Lösung geöffneten basalen Schichten sehr häufig. Von einer scharfen Abgrenzung jüngerer kugeliger sowie geschlossen geschichteter exzentrischer und älterer exzentrischer, offen geschichteter Stärkekörner, infolge des Durchbruches des Stärkekornes durch den zerreissenden Chloroplasten, wie sie Binz (I a, S. 6) annimmt, kann nicht die Rede sein.

Sehr interessant sind die Erscheinungen, welche man infolge des Vorkommens der Proteïnstoffkrystalloide beobachten kann. In normalen Körnern sieht man die Schichten häufig eigentümlich eingebogen, wie es in Fig. B und G der Fall ist; untersucht man solche Körner, so findet man in der Einbuchtung stets ein Krystalloid liegen, welches die Zufuhr von Stärkesubstanz zu den Stärkesphäriten an dieser Stelle etwas hindert. Das Krystalloid verursacht hier keine solche Anhäufung der Chromatophorensubstanz wie bei Canna.

In ganz alten Internodien der Sprosse findet man die Chloroplasten, je nach dem Ernährungszustande und der Biologie der Pflanze, entweder stärkefrei oder mit stark in Lösung begriffenen Stärkekörnern, oder auch mit Stärkekörnern, welche durch Verschiebung des Chloroplasten anomal geworden sind. Letzteres ist vorzüglich der Fall bei oft umgepflanzten Individuen. In Fig. H α, Taf. 4, ist ein etwas gebogenes Korn, in Fig. 100 und 174 bei Dodel und in Fig. 12 und 13 bei Binz sind stärker anomale Körner dieser Art abgebildet. Dodel zeichnete leider keine Schicht aus, Binz zeichnete sie ganz schematisch. Allermeist finden sich diese Anomalieen selten und dann vereinzelt in den Zellen, also nicht so häufig und nie so gleichmässig bei allen Körnern einer Zelle wie bei Dieffenbachia.

Selten, und je nach dem Internodium verschieden häufig, treten 2 oder 3 Stärkekörner in einem Chloroplasten auf, welche schliesslich verwachsen können. Die Entwickelungsgeschichte der diarchen Körner, wie sie in einem gut ernährten Pflänzchen statthaben kann, ist durch die Figuren V bis Z und a bis d, Taf. 4, dargestellt. In Fig. f ist ein Chloroplast mit 3 Stärkekörnern abgebildet.

Eine besondere Erwähnung verdient die Rissbildung bei Pellionia. Ich habe eine sehr grosse Zahl von Internodien, welche keine Wurzeln gebildet hatten, durchmustert und habe nur an ganz vereinzelten Körnern schwache Risse

Digitized by Google

finden können. Da, wo aber Wurzeln das Gewebe der Achse durchbrochen hatten, fand ich im Achsengewebe sehr häufig in jeder Zelle jedes Korn mit äusserst zahlreichen Rissen versehen, wie es in Fig. U, Taf. 4, für ein Korn dargestellt ist. Es spricht diese Erscheinung dafür, dass bei kräftiger und plötzlicher Beanspruchung der Stärkekörner durch Fermente die Risse entstehen.

Für die Formbildung der Stärkekörner ist es interessant zu wissen, in welcher Weise Wasser und stark osmotisch wirksame Lösungen auf die Chloroplasten von Pellionia einwirken.

Bringt man Schnitte mit einzelnen intakten Zellen trocken unter ein Deckglas und fügt dann Wasser hinzu, so sieht man die Chloroplasten heller und grösser werden; fügt man halb mit Wasser verdünntes Glycerin hinzu, so wird die Schicht des Chloroplasten am hinteren Ende dünner, und es breitet sich die Masse ein wenig nach der Spitze des Kornes zu aus. 10-proz. Salpeterlösung wirkt sofort in der Weise, dass sich der Chloroplast zu einer dünnen, dunkler grünen Schicht kontrahiert, ohne sich auszubreiten. Liegt ein Krystalloid im Chloroplasten, so veranlasst dasselbe dann das Auftreten eines scharfen Höckers an der Basis des Stärkekornes.

b) Die Lösung der Stärkekörner von Pellionia.

Will man „die Geschichte der Lösung der Stärkekörner in der Pflanze" studieren, so thut man am besten, Stecklinge zu machen, diese bei schwachem Lichte wachsen zu lassen und die von Zeit zu Zeit heranwachsenden Blätter im halberwachsenen Zustande abzuschneiden. Leicht gelingt es auf diese Weise, schlankere Körner mit seitlich offenen Schichten zu erhalten, wie sie in Fig. H, Taf. 4, aus dem vorletzten Internodium eines Stecklings mit 6 entwickelten Internodien dargestellt sind; es sind das also Körner, wie sie Binz in Fig. 9a und 10 abgebildet hat.

Will man genauere Untersuchungen über die Lösungserscheinungen bestimmter Körner machen, so verfährt man am besten so, dass man sich Stecklinge herstellt, welche nur einen Knoten und ein Blatt besitzen. Man schneidet zwei Internodien so heraus, dass in der Mitte des Stückes ein Blatt sitzt, schneidet von Spitze (*s* Fig. v) und Basis (*b*) ein Stück ab, hebt dasselbe in 30-proz. Spiritus auf und setzt die Stecklinge in Töpfchen, die man im Vermehrungskasten zur Bewurzelung und zur Entwickelung der ersten Blätter bringt, dann aber durch die angegebene Behandlung zur Aufzehrung ihrer Reservestoffe veranlasst.

Ein Steckling wurde am 20. Januar angesetzt, am 16. Februar halbdunkel gestellt und am 16. März untersucht. Er eignete sich in der basalen Partie (*b*) zur Untersuchung der Beziehung zwischen Lage des Chloroplasten und Lösung desselben vorzüglich, weil er am 16. Februar so weit als möglich gleichmässig von gleichartigen Stärkekörnern erfüllt war. Sie entsprachen in ihrem Baue den Bildern, welche in Fig. a, b, c, Taf. 5, dargestellt sind, waren zart geschichtet, in den jüngeren Teilen häufig dichter als in den zentralen älteren, verhielten sich also in letzterer Beziehung umgekehrt wie die Körner von Dieffenbachia, welche in Fig. A und E, Taf. 3, dargestellt sind. Dennoch waren die Lösungserscheinungen ganz ähnlich wie bei Dieffenbachia. Als der Steckling am 16. März untersucht wurde, zeigte es sich, dass an der äussersten

Digitized by Google

Basis (*b*) die Stärkekörner ganz gelöst waren; dagegen fanden sich weiter oben noch zahlreiche in gleicher Weise angegriffene Stärkekörner.

Die stärkefreien Chloroplasten (Fig. m, Taf. 5) enthielten teilweise Proteïnkrystalloide. Die am schwächsten angegriffenen Stärkekörner waren oben dicker als unten, infolge des stärkeren Widerstandes der geschlossenen Schichten (Fig. d, Taf. 5), andere waren oben und unten zugespitzt (Fig. e, f, Taf. 5). Die Chloroplasten sassen mit der grünen Hauptmasse an der spitzen Basis der Stärkekörner und griffen mit dieser um so stärker nach der Spitze über, je weiter die Lösung fortgeschritten war (Fig. g, h, i, k, l, n). Härtete man Schnitte mit Sublimatalkohol und färbte man sie dann mit Säurefuchsin, so zeigte es sich, dass die farblose Schicht des Chloroplasten jetzt allermeist dicker war als bei den intakten Körnern. In Fig. p ist ein gefärbter Chloroplast vor der Lösung, in Fig. q ein solcher nach der Lösungszeit dargestellt. Hervorzuheben ist, dass ein Stärkekorn dieser Stecklinge zur Lösung ungefähr 4 Wochen brauchte.

Interessant ist die Erscheinung, welche bei Lösung der intakten Stärkekörner des Stecklings in konzentrierter Schwefelsäure zu beobachten ist. Legt man einen aus dem 30-proz. Alkohol herausgenommenen Schnitt auf einen Objektträger, lässt ihn trocknen, legt ein Deckglas auf und bringt unter dasselbe konzentrierte Schwefelsäure, so lösen sich die Stärkekörner meist so, dass sie nach und nach kürzer und runder werden, seltener unter relativ stärkerer Lösung der Basis. In *α*, Fig. o, Taf. 5, ist der in Schwefelsäure unlösliche Chloroplast abgebildet, und innerhalb desselben die successiven Lösungsstadien eines Kornes. Das Korn wird an der Basis, wo die Schichten seitlich geöffnet sind, leichter angegriffen als oben und spitzt sich oben nie zu; kein Zustand gleicht einem Lösungszustande der Körner in der lebenden Pflanze.

c) Stecklingsversuche zum Zwecke der Untersuchung der Frage, ob die Schichten in bestimmten Fällen Tagesschichten sind, und ob die Grenzschicht eines stark angegriffenen Kornes schwach lichtbrechend wird.

I. Am 8. Mai wurde ein Steckling hergestellt, welcher im Prinzip dem in Fig. v abgebildeten glich. Am 29. Mai war das Pflänzchen gut angewachsen und hatte kräftig Stärke in seiner Achse gespeichert. Es wurde nun in schwache Beleuchtung, unter einen Tisch des Gewächshauses, gestellt, so dass es zur Lösung seiner Stärke schreiten musste. Am 14. Juni hatte sich der Achselspross des Laubblattes entwickelt und trug 5 Blättchen. Die alte relative Hauptachse des Pflänzchens enthielt nur noch wenig Stärke. Die in Lösung begriffenen Stärkekörnchen zeigten fast nur noch seitlich geöffnete Schichten (Fig. s, Taf. 5); die Chromatophoren sassen an der Basis der Körner.

Der Steckling wurde nun, nachdem vorher der Achselspross weggeschnitten worden war, wieder in zur Assimilationsarbeit günstiges Licht gestellt. Am 17. Juni zeigten sich die ersten Spuren der Anlagerung an einzelnen Stärkekörnern, so wie es Fig. s' darstellt, und wurde die Pflanze weiter beleuchtet. Vom 18. Juni bis zum 25. Juni waren helle Tage, am 26. war der Himmel bewölkt. Am 27. Juni wurde das Achsenstück untersucht. Die Pflanze hatte sich äusserlich nicht verändert; so war zu erwarten, dass sich infolge der Nährstoffarmut der Achse und infolge der täglichen kräftigen Assimilation

Digitized by Google

der Chromatophoren jeden Tag zwei Schichten an denjenigen Stärkekörnern gebildet haben würden, welche am 17. Juni mit der Anlagerung der ersten Schichten begonnen hatten.

Da sich alle Chromatophoren bei Beginn der Anlagerung verschoben hatten, so dass die neuen Schichten quer zu den alten liefen, so liess sich leicht feststellen, dass sich an den grösseren Körnern 9 schwach- und 9 stark-lichtbrechende Schichten gebildet hatten (Fig. t). Kleinere Körner, und solche, welche anscheinend später mit der Anlagerung begonnen hatten, zeigten eine geringere Anzahl von Schichten (meist 7 oder 8), kein Korn besass mehr Schichten in den neuen Anlagerungen.

Es ist danach zweifellos, dass innerhalb einer Tag- und einer Nachtzeit 2 aufeinander folgende Schichten gebildet wurden, und es ist kaum zu bezweifeln, dass die dichte Schicht während der energischen Zufuhr des Assimilationsmaterials am Tage, die schwach lichtbrechende Schicht des Nachts entstanden ist. Die Grenze eines jeden Einschlusses wurde durch eine schwach lichtbrechende Schicht gebildet.

II. Ein ähnlicher Versuch, bei welchem 5 Schichten erwartet werden mussten, zeigte an den günstigst situierten Körnern die 5 Schichten, wie sie in x, x' und x'' dargestellt sind, aufgelagert auf die Körner, die ursprünglich wie w und w' gestaltet waren.

Interessant war bei diesem Versuche das Auftreten rein monotoner Stärkekörner in den vor den 5 Assimilationstagen stärkefreien Chloroplasten der Rinde, deren Kern so dicht war wie die letzten Schichten. *Es ist das ein sicherer Beweis dafür, dass die geringe Dichte der Kerne der meisten monotonen Stärkekörner seinen Grund darin hat, dass die Anfangsstadien gewöhnlich längere Zeit energischer Lösung ausgesetzt sind oder unter relativ ungünstigen Verhältnissen, unter fortwährender Störung, ihre Krystallisation vollführen.* In Fig. y, Taf. 5, ist ein derartiges 5 Tage altes Stärkekorn abgebildet.

Auch in diesem Versuche wurde die Peripherie des eingeschlossenen Kornes mit seitlich offenen Schichten entschieden von einer schwach lichtbrechenden Schicht gebildet. Die Verschiebung des Chromatophors war in diesem Versuche ebenfalls erst nach dem Beginn der ersten Anlagerung erfolgt, also nicht während der Lösungsperiode selbst.

X. Monographie der Stärkekörner von Hyacinthus orientalis L.

Zur Untersuchung der Hyacinthenstärke veranlasste mich hauptsächlich das häufige Auftreten von Spalten und Rissen in den Stärkekörnern der lebenden Zellen. Zur Untersuchung der Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner eignen sich die Hyacinthenzwiebeln nicht besonders, da man die Zwiebeln zum Studium der Entwickelungsgeschichte mindestens 3 Jahre selbst in Kultur haben muss, und die inneren Schuppen zu schwer zugänglich sind. Ich gebe deshalb auch nur eine kurze, von allem Nebensächlicheren frei gehaltene Beschreibung des Verhaltens der Stärkekörner dieser Pflanze.

Digitized by Google

a) Morphologie des vegetativen Sprosssystems der Hyacinthe.

Zur Orientierung über die Morphologie der Hyacinthenzwiebel diene das Folgende.

Die kurze, breit-kegelförmige Achse der Zwiebel ist ein Sympodium und trägt scharf voneinander unterschiedene Niederblätter und Laubblätter, ferner mehr oder weniger zahlreiche Speicherschuppen und Hüllschuppen, welche entweder Laubblattbasen oder Niederblattbasen sind, jedoch oft ganz gleichartig aussehen.

Untersucht man die Zwiebel einer abgeblühten Pflanze, deren Laubblätter soeben abgestorben sind, was etwa im Juni oder Juli statthat, so entspricht der Aufbau der Zwiebel etwa dem Schema der Fig. a, Taf. 6. Man findet in der Achsel der obersten Laubblattbasis, am Grunde des soeben abgeblühten Blütenstandes (B^3) eine Knospe (IV), welche im nächsten Jahre einen terminalen Blütenstand und die Laubblätter ausbilden wird. Diese Knospe besteht aus einer sehr kurzen Achse, an welcher ungefähr 4 Niederblätter (n) und 3 bis 4 Laubblattanlagen (l) sitzen. Die Niederblätter sind völlig weiss, etwas fleischig und schon stärkereich, die sehr kleinen Laubblattanlagen gelblich.

Das obere Ende der in diesem Jahre verblühten Sprossregion (III) wird von dem Reste des diesjährigen, abgestorbenen, terminalen Blütenstandes (B^3) gebildet. Die Basis der im oberen Teile als Blütenstandachse entwickelten Achse ist stark verdickt und trägt, von oben nach unten zu, zuerst ungefähr 7 dünnfleischige, weisse Basen von Laubblättern, deren grüne Spreite soeben abgestorben ist (l), dann ungefähr 4 Niederblätter (n). Die Basis der Niederblätter ist fleischig, die Spitze ist im Absterben begriffen und zu einem häutigen Anhängsel geworden. Der diesjährige Spross entsprang aus der Achsel des obersten Laubblattes ($II\, b^{10}$) des vorjährigen Sprosses.

Das oberste Ende der vorjährigen Sprossregion findet sich als dünnes Häutchen dem äussersten Niederblatte der diesjährigen Sprossregion aufgelagert. Das Vorhandensein des leicht auffindbaren, weissrot gefärbten Häutchens gestattet also, die Grenze zwischen den beiden Jahrgängen der Speicherschuppen festzustellen. Die fleischige, basale Region der vorjährigen Sprossachse trägt 10 fleischige Speicherbasen (b^{1-10}), deren oberste aus den Laubblättern hervorging, deren 2—4 unterste aus Niederblättern entstanden. Wie viel von der vorjährigen Sprossregion (I) noch vorhanden ist, hängt davon ab, wie kräftig die betreffende Zwiebel ist. In manchen Fällen findet man noch einige vollkommen fleischige Speicherbasen, die umhüllt sind von ausgesogenen Speicherbasen, das heisst von Laubblattbasen, welche durch eigentümliche Veränderungen, die nicht nur ein Austrocknen genannt werden können, meist unter Auftreten eines roten Farbstoffes, zu häutigen Hüllbasen oder Hüllschuppen geworden sind; dann ist auch allermeist die vorvorjährige Sprossspitze (B^1) noch als feines Häutchen erkennbar. Häufig dagegen sind alle Speicherbasen der vorjährigen Sprossregion zu Hüllbasen geworden, wie es in unserem Schema angedeutet ist. Nicht selten findet man in den Achseln der äussersten Blattorgane Knospen, welche der vegetativen Vermehrung der Pflanze dienen sollen.

b) Lebensgeschichte der Stärkekörner einer Laubblattbasis der Hyacinthe.

Digitized by Google

Die blühbaren Zwiebeln, welche man aus Holland erhält, sind bekanntermassen aus den Brutzwiebeln, den Zweigen blühreifer Zwiebeln gezüchtet, indem man die letzteren 3—4 Jahre im freien Lande bis zur Blühreife oder bis zur zweiten Blüte kultivierte. Diese Zwiebeln kann man unter günstigen Verhältnissen noch drei- bis viermal zur Blüte bringen, wenn man sie in das freie Land auspflanzt und günstiges Frühjahrswetter zu Hilfe kommt. Man ist also im stande, derartige Zwiebeln noch einige Jahre in Kultur zu erhalten und gleichartigen äusseren Einflüssen auszusetzen. Teilweise habe ich so behandelte, mir also bezüglich ihrer Lebensgeschichte bekannte Zwiebeln zur Untersuchung benutzt. Zugleich habe ich auch zahlreiche holländische Zwiebeln direkt untersucht. Aus diesen Beobachtungen ergiebt sich im allgemeinen die folgende Lebensgeschichte der Stärkekörner einer Laubblattbasis, die etwa der Laubblattbasis IVl^6 des Sprossschemas Fig. a, Taf. 6, entspricht.

Untersucht man ungefähr im Juli von einer Zwiebel, deren Laubblätter eben abgestorben sind, die in Rede stehende Laubblattanlage in der für das nächste Jahr bestimmten Knospe, so findet man deren Gestalt und Grösse ungefähr der Fig. b, Taf. 6, entsprechend. In den Zellen der Basis der Blattanlage liegen kleine Chromatophoren, welche selten nur ein Stärkekörnchen einschliessen, meist eine kleine oder grössere Anzahl adelphischer Stärkekörnchen in sich abgeschieden haben (Fig. c und d, Taf. 6). Da die Pflanze jetzt fast völlig ruht (man bewahrt ja die Zwiebeln jetzt trocken auf), wächst die Blattanlage kaum weiter. Im September beginnt die Zwiebel aus ihrer Ruheperiode zu erwachen und entwickelt dann, in die Erde gebracht, die Ersatzknospe und in ihr die in Rede stehende Blattanlage (Fig. b) langsam weiter, so dass diese im Dezember etwa eine Länge von 4 cm erreicht haben kann; sie ist dann oben gelblich, an der Basis weisslich, aber nicht angeschwollen. Die Stärkekörner in den Zellen der Basis erscheinen unverändert, obgleich sie, bei dem Wachstum des Blattes, wohl öfter gelöst und wiedergebildet worden sind.

Eine bemerkbare Veränderung an den Stärkekörnern tritt erst ein, wenn der Blütenstand abgeblüht ist, die Laubblätter ausgewachsen sind und kräftig zu assimilieren beginnen. Es wachsen dann die meist adelphischen Stärkekörnchen im Innern der Chromatophoren etwas heran (Pig. d α, Taf. 6). Zu dieser Zeit, etwa Anfang Mai des 2. Jahres, schwillt die Basis des Laubblattes langsam an ($e\,\beta$), und die nun einander berührenden Körnchen der Stärke werden jetzt von gemeinsamen Schichten umhüllt. Die Stärkekörner sind also dann meist zart, oft ziemlich dicht geschichtet, und in ihrem Innern liegen die umhüllten Körnchen (Fig. f, Taf. 6). Wenn später, im Juli des 2. Jahres etwa, die Laubblätter abgestorben und die Basis des Blattes stärker verdickt ist, sind die Körner ungefähr im gleichen Sinne weiter herangewachsen (Fig. h, Taf. 6); die Verteilung und die relative Grösse der Stärkekörner in dem Gewebe der Blattbasis ist dann ungefähr wie in Fig. i, Taf. 6, nur kann die Region L bei stärkerer Speicherung von Amylum auch ein klein wenig Stärke enthalten. Die Region L fällt später zusammen, wird zerstört; die Region S dagegen enthält stets die grössten Stärkekörner, und wir beobachten deshalb am besten nur die Stärkekörner dieser Region weiter.

Während der nun folgenden Ruheperiode der Zwiebel ändern sich die Verhältnisse der Stärkekörner unserer nun zur schön weissen und fleischigen

Digitized by Google

Speicherbasis gewordenen Laubblattbasis kaum; beginnt aber die Zwiebel im ersten Frühjahr des 3. Jahres des Alters der Blattbasis langsam zu treiben, so werden Nährstoffe aus älteren Speicherschuppen gelöst, und es wächst unsere Speicherbasis auf deren Kosten sowohl in die Dicke als auch in die Breite Zugleich wachsen auch die Stärkekörner wieder kräftig, und da die Zufuhr der Kohlehydrate von der Assimilation jetzt unabhängig, ohne grössere Schwankung vor sich geht und langsam erfolgt, so werden die neu aufgelagerten Schichten allermeist zarter und dichter als im vorigen Jahre. Fig. k, Taf. 6, stellt Stärkekörner dar, welche im Januar des 3. Jahres einer unserer Voraussetzung entsprechenden Speicherbasis entnommen wurden. Bei oberflächlicher Betrachtung erscheinen die Körner oft kaum geschichtet, da die dichten Schichten, durch ihre Undurchsichtigkeit, die inneren relativ zarten Schichten verdecken.

Tritt nun der Blütenstand über die Erde und entwickeln sich zugleich die Laubblätter schnell und kräftig weiter, so werden alle älteren Speicherschuppen zur Lieferung von Kohlehydraten in Anspruch genommen, und auch unsere Speicherschuppe greift zu dem Zwecke ihre Stärkekörner an und löst sie mehr oder weniger weit auf. Es können alle Körner gelöst werden oder nur die kleineren ganz, die grösseren teilweise. Gewöhnlich werden die grösseren Körner um die Hälfte ihres Durchmessers kleiner. Sind keine längeren Risse vorhanden, so findet die Lösung rings am Korn ungefähr gleichmässig statt, so dass die Form der Körner im allgemeinen keine Aenderung erfährt; sind kräftige Risse vorhanden, so kommen die später zu schildernden Erscheinungen dazu. Ende April des 3. Jahres ist die Speicherschuppe herangewachsen, wie es in Fig. l dargestellt ist; die Stärkekörner haben ungefähr Gestalt und Grösse der Fig. m.

Ist der Blütenstand im Absterben begriffen, was bald geschieht, da ja meist keine Früchte entwickelt werden, und arbeiten die Blätter energisch, so erhält auch unsere immer weiter wachsende Speicherschuppe aufs neue Zufuhr von Kohlehydraten. Jetzt lagern sich auf die übrig gebliebenen alten Stärkekörner neue Stärkeschichten auf, und es entstehen neue Stärkekörnchen in den stärkeleeren Chromatophoren; teilweise legen sich auch neben den alten Stärkekörnern neue in den Chromatophoren an und verwachsen mit den alten (Fig. m, Taf. 6). Im Juli des 3. Kalenderjahres, welches die nun ausgewachsene Speicherschuppe erlebte, zeigen uns deshalb die meisten der grösseren Stärkekörner eine kräftige Unterbrechungsschicht (Fig. O, Taf. 6) oder auch Anlagerung neuer Körner, neben einer deutlichen Schichtung, welche durch die Ungleichmässigkeit der Zufuhr des Krystallisationsmaterials veranlasst wurde.

Nach vollendeter Ruheperiode, nach dem Einlegen der Zwiebel in den Boden und dem Beginne des Wachstums der zentral gelegenen Blütenstandknospe wird der Stärkevorrat unserer Speicherschuppe um so energischer in Anspruch genommen, je weiter aussen die letztere jetzt an der Zwiebel steht, je mehr von den Speicherschuppen ihres Jahrganges schon ausgesogen sind. Es tritt eine fortdauernde Lösung der Körner in der früher beschriebenen Form ein, die zur gänzlichen Entleerung unserer Speicherschuppe führen kann. Findet diese völlige Entleerung statt, so stirbt die Speicherschuppe ab. Ist die Zwiebel kräftig, so bleiben in unserer Speicherschuppe noch grössere oder kleinere Stärkekörner übrig, die Schuppe selbst bleibt fleischig und füllt sich

Digitized by Google

bis zum Absterben der Laubblätter nochmals mit kleineren oder grösseren Stärkemengen an. Man findet dann im Juni oder Juli des 4. Jahres in unserer Speicherschuppe eine Sammlung von Stärkekörnern mannigfaltigster Form. Die ausgewachsenen Chromatophoren zeigen auch hier die Tendenz, zahlreiche Stärkekörnchen in sich zu erzeugen, und so kann man Chromatophoren mit sehr zahlreichen isolierten Körnchen finden, sowie aus sehr zahlreichen, verwachsenen Körnchen bestehende Gebilde (Fig. p, Taf. 6), ferner langgestreckte, aus Reihen von Körnchen bestehende Körner, grosse Körner mit auffallend kräftigen Schichten und zahlreichen angelagerten, kleinen Körnern. Alle Formen sind aber demjenigen leicht verständlich, der die Entwickelungsgeschichte der Körner aufmerksam studiert hat. Die definitive Lösung der Körner und das Absterben der Speicherschuppe erfolgt dann schon im Winter des 4. Jahres.

c) Die Berührungsspalten und Risse der Hyacinthenstärkekörner.

Bei der Schilderung der Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner habe ich absichtlich die Berührungsspalten und Risse unberücksichtigt gelassen, welche man ausserordentlich häufig an diesen Stärkekörnern wahrnehmen kann. Die Berührungsspalten sind Spalten, welche ursprünglich an den Berührungsflächen der im Innern der meisten Stärkekörner der Hyacinthe liegenden primären, früher adelphischen Kornkomplexe entstehen. Wir wissen ja, dass die in den jungen Chromatophoren meist zu mehreren heranwachsenden kugeligen Stärkekörner so lange sich gleichmässig in Richtung eines jeden Radius vergrössern, bis sie sich gegenseitig im Wachstum behindern und so gegeneinander abplatten. An der Berührungsfläche ist, da die Chromatophorensubstanz dort verdrängt wird, wenn das geschehen ist, kein Wachstum der Substanz weiter an den geraden Flächen erfolgt, von vorneherein kein Zusammenhang zwischen den Körnern vorhanden, doch können sie so dicht aneinander liegen, dass anfangs keine eigentliche Spalte zu erkennen ist. Wenn dann aber Spannungen im Korne entstehen, so findet ein stärkeres Auseinanderweichen der Berührungsflächen leicht statt, und es kann dann auch ein Einreissen der die primären Körnchen umgebenden, anfangs noch gleichsinnig gebauten Schichten stattfinden, so dass eine Verlängerung der Berührungsspalten nach der Peripherie zu statthat.

Ich habe zahlreiche Zwiebeln, speziell zur Beobachtung der Spalten und Risse, im Dezember untersucht und in den allermeisten Zwiebeln, in allen Zwiebelschuppen Spalten in den Stärkekörnern gefunden. Im allgemeinen sah ich, dass in denjenigen Zwiebeln, in welchen Bildung von Berührungsspalten in hervorragendem Masse zu beobachten war, diese in den Laubblattbasen der Achse *III* unseres Schemas (Fig. a, Taf. 6) schwächer auftraten als in den Laubblattbasen der Achse *II*. Die Stärkekörner der älteren Blattbasen (*II b*) besassen dann meist Spalten, die kaum über die Berührungsfläche der primären Körner hinausgingen (Fig. o, Taf. 6). In den Laubblattbasen der Achse *II* waren dann die Spalten meist kräftiger und zahlreicher und weiter in die Substanz vorgedrungen (Fig. r, Taf. 6). Körner, welche sicher nur monozentrisch waren, zeigten häufig einen kräftigen Kernpunkt oder Risse.

Nicht in allen Fällen, immerhin nicht selten, treten in den Zellen, vorzüglich bei denjenigen diarchen bis polyarchen Stärkekörnern alter Speicher-

Digitized by Google

schuppen, welche grosse adelphische Körner als Einschlüsse besitzen, auch zentrale Risse auf, wie sie in Fig. B, Taf. 7, abgebildet sind; oft sind sie noch zahlreicher und kräftiger, oft strahlen von einem Zentrum äusserst zahlreiche zarte und einige kräftige Risse aus, die anfangs die Peripherie der Körner nicht durchbrechen.

Während die Lösung rissfreier Stärkekörner jüngerer Speicherschuppen kaum bemerkbare Veränderungen der Gestalt der annähernd kugelförmigen Stärkekörner hervorbringt, nur deren Grösse verändert, sehen wir in Speicherschuppen, welche mit Spalten oder Rissen versehene Stärkekörner führen, auffallende Formveränderungen bei der Lösung eintreten. An Zwiebeln, denen in der Region II die mit Rissen versehenen Körner ganz oder fast ganz fehlen, deren äusserste Schuppen dieser selben Region schon angehören und in Lösung begriffene Körner zeigen, kann man leicht die Beobachtung machen, dass die eigentümlichen Spaltenlösungen dort ganz fehlen, dass dort alle oder fast alle Körner ringsum gleichmässig gelöst werden.

In den peripheren Schuppen der Zwiebel, welche infolge des Wachstums der zentralen Knospe langsam ausgesogen werden, findet man ferner oft alle Stadien der Auflösung nur mit Berührungsspalten versehener Körner. Die Substanz der Körner wird, solange die Spalten noch nicht nach aussen geöffnet sind oder die Peripherie der Körner noch nicht durchbrochen haben, ringsherum gleichmässig abgelöst. Ist die Substanz dann bis zu dem peripheren Ende der Spalten weggelöst, so tritt das Ferment direkt in dieselbe ein und greift auch die zugänglich gewordenen Spaltenflächen annähernd ebenso stark an wie früher die Oberfläche des Kornes. Man findet so Körner mit kaum geöffneten Spalten solche, bei denen die Spalten erweitert und solche, bei denen von den Spalten aus tiefe Korrosionen stattgefunden haben (Taf. 7, Fig. F und J). Die Form dieser tieferen Lösungshöhlen ist selbstverständlich auch hier hauptsächlich abhängig von der verschiedenen Dichtigkeit der Schichten Ich habe mich auch hier ganz sicher davon überzeugen können, dass die stärker lichtbrechenden Schichten und Einschlüsse am längsten ungelöst bleiben. So waren z. B. die Einschlüsse, welche in Fig. $s\beta$, Taf. 6, und Fig. A, C, D, Taf. 7, dargestellt sind, welche also der Lösung so kräftig widerstanden haben, dass sie kaum angegriffen sind, während ringsherum die Stärkesubstanz gelöst ist, viel stärker lichtbrechend als die umgebende Substanz.

Da, wo zugleich zentrale Risse neben den Spalten in den Stärkekörnern vorhanden waren, werden die Bilder schon bei diarchen Körnern viel komplizierter, da die Risse sofort ebenfalls als Angriffsflächen benutzt werden, wenn sie geöffnet worden sind. In Fig. K, Taf. 7, ist ein diarches Stärkekorn abgebildet, bei welchem das Ferment von der Berührungsspalte aus in die Risse eindrang und das Korn vom Zentrum aus angriff. Bei polyarchen Stärkekörnern werden die Lösungsbilder selbstverständlich noch viel komplizierter.

Alle Lösungserscheinungen, die man sieht, lassen sich mit Leichtigkeit zurückführen auf das Vorhandensein von Berührungsspalten und Rissen in den unangegriffenen Körnern. Auch die von KRABBE (I, S. 547) gegebenen Abbildungen, welche bis auf das Fehlen der Schichtungen wohl richtig sind, werden für jeden, nach dem Vorhergesagten, verständlich sein, der sich irgend eine Hyacinthenzwiebel, welche solche Lösungserscheinungen zeigt, einmal selbst an-

Digitized by Google

sieht. Ich habe schon früher (VI, S. 240) auf das Verfehlte der Arbeit KRABBES aufmerksam gemacht. NÄGELIS (III, S. 109, 128 und Taf. 19) Angaben über die Hyacinthenkörner sind im allgemeinen richtig und stimmen zu dem von mir Gesagten gut.

d) Die Chromatophoren der Hyacinthenspeicherbasen.

Die Leukoplasten, in welchen die Hyacinthenstärkekörner wachsen, sind klein, fast von dem Lichtbrechungsvermögen des Cytoplasmas und deshalb selbst im stärkefreien Zustande nur bei äusserster Vorsicht zu finden. Allerdings haben sie meist noch die halbe Grösse der in den Laubblättern liegenden Chloroplasten, aber sie bleiben, wie das häufig geschieht, nach dem Lösen der Stärkekörner als langgestreckte Spindeln zurück, die nicht alle gleiche Grösse haben. Man findet diese Spindeln in peripher gelegenen, noch fleischigen Speicherschuppen, deren Stärke schnell gelöst wurde, so dass die Zellen vollkommen lebendig, aber stärkefrei sind, wenn man die Schnitte unter vorsichtiger Führung der Messerschneide, unter Vermeidung jeder Quetschung der Zellen herstellt und die Schnitte in Zuckerlösung passender Konzentration (etwa 2 Proz.) einlegt. Fig. A der Taf. 2 zeigt einen Leukoplasten dieser Art. An den grossen Stärkekörnern lässt sich deshalb die äusserst feine farblose, zähflüssige Hülle der Stärkekörner, welche durch die Leukoplasten gebildet wird, nicht erkennen, da die Interferenzerscheinungen am Rande der Bilder der Körner die Erkennung ganz unmöglich machen muss. Die Leukoplasten der Hyacinthen ergrünen leicht. In Fig. B, Taf. 6, habe ich einige noch gestreckte, stärkefreie, eben schwach ergrünte Leukoplasten abgebildet, während die Fig. C, Taf. 2, stärker ergrünte und um das Doppelte ihrer früheren Grösse herangewachsene Leukoplasten mit in Lösung begriffenen Stärkekörnern zeigt. Hier sieht man deutlich, dass das ganze Stärkekorn in der Masse des ergrünten Leukoplasten liegt.

V. Die Stärkekörner der Stärke speichernden Chloroplasten von Oxalis Ortgiesi Rgl.*).

Die in Chloroplasten wachsenden Stärkekörner der Achsen von Oxalis Ortgiesi RGL. haben deshalb Interesse, weil sie in Chromatophoren liegen, welche im stärkefreien Zustande ein ziemlich kräftiges Abrundungsbestreben zeigen, während ihre Substanz dem Stärkekorne ziemlich stark adhäriert und in keinem Zustande sehr zähflüssig ist. Vielleicht hängt das letztere damit zusammen, dass die Stärkekörner meist in sehr kurzen Intervallen der partiellen Lösung unterworfen sind.

Unsere kurze Schilderung soll sich auf 3 Achsen verschiedener Ordnung von der in Fig. R, Taf. 9, skizzierten Morphologie beziehen. Die Pflanze war ein 2 Jahre alter Steckling; *A* war die älteste Achsenpartie, *B* ein Zweig derselben, *C* ein Zweig von *B*; *C*, mit 25 Internodien und 6 Laubblättern, war

*) Die Pflanze, welche aus Peru stammt (REGEL, Gartenflora 1875, S. 1), lässt sich sehr leicht kultivieren und durch Stecklinge vermehren und eignet sich für manche biologische Versuche über die Stärkekörner vortrefflich.

Digitized by Google

unverzweigt; die Fussstücke *B* und *A* waren an der Spitze verzweigt. Alle Achsen waren im energischen Dickenwachstum begriffen, was der wichtigste Grund für die häufige Inanspruchnahme der wachsenden Stärkekörner sein wird.

Der anatomische Bau der Basis der Achse *C* war der folgende. Eine dicke primäre Aussenrinde mit kräftiger kollenchymatischer Hypodermis umgiebt den 10 kleine Leitbündel führenden Leitbündelcylinder und ist von diesem nicht durch eine scharf ausgeprägte Cylinderscheide getrennt. Der Leitbündelcylinder besitzt ein breites Mark.

Alle Kollenchym- und Parenchymzellen der Achse führen Chloroplasten, die jedoch, interessanterweise, in verschiedenen Zellformen sich bezüglich der Stärkebildung sehr verschieden verhalten. Im allgemeinen werden die Stärkekörner am grössten in der Mitte des Parenchyms der Aussenrinde, sind deshalb dort bei Untersuchung normaler Pflanzen auch allermeist reichlich zu finden. Jedoch sind die Parenchymzellen der Aussenrinde in biologischer Beziehung ungleichwertig; man findet 1) mittelgrosse Parenchymzellen, welche reichlich Stärke führen, 2) grössere, schön roten Zellsaft enthaltende, runde Zellen, mit grossen Chloroplasten, die sehr wenig Stärke führen, 3) Krystallzellen mit kleinen, kugelförmigen, fast stets vollkommen stärkefreien Chloroplasten.

Die Untersuchung der Schnitte wurde entweder in 3- bis 5-proz. Zuckerlösung, die mit Eosin gefärbt war, um das Erkennen der abgestorbenen Zellen zu erleichtern, oder in gleich gefärbter 5- bis 10-proz. Salpeterlösung vorgenommen; zugleich wurden Schnitte ohne Einschlussflüssigkeit beobachtet und solche, welche über Osmiumsäuredämpfen gehärtet worden waren. Will man die Chloroplasten, welche an den Stärkekörnern sitzen, in unverletztem Zustande sehen, so muss man sehr vorsichtig verfahren, da sich die Chloroplastenmasse sehr leicht an der Basis des Stärkekornes anhäuft, wenn die Zellen leiden.

Die Chloroplasten führen schon in den jüngeren Internodien (1 und 2, mit halbentwickeltem Laubblatte) des Sprosses *C* Stärkekörner, doch ist in allen Internodien bis zum 20. hinab die Grösse der Stärkekörner in den verschiedenen Zellen sehr verschieden. Die Chromatophoren scheinen dabei schnell auszuwachsen und sich lebhaft durch Teilung zu vermehren; vielleicht sind sie schon im 4. Internodium ausgewachsen, doch kann man die Frage nicht sicher entscheiden, da die Chloroplasten der verschiedenen Zellen zu ungleich gross sind. Die Gestalt der Stärkekörner entspricht dem Umrisse der Chromatophoren so lange, als die Stärkekörnchen noch von einer dicken Chromatophorenschicht umhüllt sind. Die stärkefreien Chromatophoren der spezifischen Stärkezellen erscheinen entweder ellipsoidisch, stumpf- oder spitz-eiförmig, in seltenen Fällen auch kugelförmig. In Fig. A, Taf. 9, ist rechts ein stärkefreier Chloroplast aus Internodium 2 abgebildet. In Fig. B, C, E, Taf. 9, sind relativ grosse, kleine Stärkekörner enthaltende Chloroplasten aus Internodium 4 und 7 dargestellt.

Trotz der ungleichen Grösse der Stärkekörner der verschiedenen Zellen und trotz der Thatsache, dass zeitweilige, kräftige Lösung der Stärkekörner in jedem Internodium eintreten kann, einer Thatsache, welche daraus hervorgeht, dass die Stärkekörner einzelner Zellen stets energische Lösungserscheinungen zeigen, erkennt man doch leicht, dass die Stärkekörner in jedem Internodium, gegenüber den Stärkekörnern des nächst jüngeren Internodiums an Grösse zugenommen haben. Die Gestalt und Grösse eines relativ grossen Stärkekornes

Digitized by Google

des Internodiums 7 ist in Fig. D, Taf. 9, dargestellt, wobei zu bemerken ist, dass das abgebildete Korn ein Rotationskörper ist und dass hier, wie bei vielen anderen Stärkekörnern dieses Internodiums ein homogener Kern vorhanden war, dessen Dichte grösser war als die aller Schichten des Kornes.

Im 15. und 16. Internodium waren die grössten Stärkekörner entweder Rotationskörper von der Form der Fig. F *c*, Taf. 9, oder sie hatten die Gestalt der Fig. F *a* und F *b* und waren dann schon ein wenig zusammengedrückt. Bei allen Körnern konnte man direkt noch deutlich erkennen, dass die Substanz des Chloroplasten das ganze Stärkekorn umhüllte, dabei an der Basis eine entsprechend grössere Dicke der Schicht zeigend (Fig. F *a*, Taf. 9). Die stärkeführenden Chromatophoren lagen alle in einem dünnen Cytoplasmawandbeleg, welcher eine Zentralvakuole umschloss, in welche, entsprechend dem Schema Fig. Q, Taf. 9, und der Darstellung in Fig. J, sich die Stärkekörner weit hineinwölbten, stets mit einer eventuell vorhandenen flachen und breiteren Seite der Zellwandfläche anliegend. Bei Drehung der Zelle behielten die Stärkekörner meist vollkommen ihre Lage in der Zelle bei.

In der relativen Hauptachse des Sprosses *C*, in der Achse *B*, waren die Stärkekörner bedeutend grösser, im wesentlichen denen der Achse *C* ähnlich, doch etwas unregelmässiger gebaut. Entschieden vorhandene Umlagerungen korrodierter Körner und intensive Lösungsschichten, wie die in *l*, Fig. G, Taf. 9, angedeutete, liessen mit Sicherheit erkennen, dass in diesen Internodien eine Zeitlang eine kräftige Lösung erfolgt war. Im 3. Internodium waren die Körner ungefähr bis zu der Grösse der Fig. G. herangewachsen und allermeist von einer der Fig. G prinzipiell ähnlichen Form. Auch dann, wenn die Basis der Körner noch breiter war, als sie in Fig. G dargestellt ist, war die Chromatophorensubstanz über das ganze Korn zu verfolgen. Die Chloroplasten zeigten übrigens wie in den übrigen Achsenstücken, auch hier alle deutliche Grana, so wie es in Fig. G angedeutet ist, daneben oft farblose Körnchen (Fig. G *k*, Proteïnkörnchen?), an deren Verbreitung man häufig den Chromatophorenüberzug der Stärkekörner noch da erkennen konnte, wo er nicht mehr deutlich grün gefärbt war.

Wie Stärkekörner von der Form der Fig. G entstehen könnten, lässt sich leicht verstehen. Liegen eiförmige junge Körner (Fig. P *a*) in eiförmigen Chromatophoren und diese mit ihrer Längsachse parallel zur Zellwand (wie Fig. C), umschlossen von der dünnen, zähen Cytoplasmalamelle, und rundet sich bei sehr kräftiger Kondensationsthätigkeit das Chromatophor ab (Fig. P *b*, Taf. 9), so liegen dann die dünnsten Stellen des Chromatophors an Spitze und Basis des eiförmigen Kornes, und dort wird bei weiter eintretendem Wachstum des Stärkekornes die stärkste Dehnung des Chromatophors erfolgen (Fig. P *c*, Taf. 9). Am Aequator des Kornes würde so eine relativ dicke Zone von Chromatophorensubstanz entstehen, wenn nicht durch den Druck des Cytoplasmas der Beleg auch vorn und hinten etwas dünner würde und so ein bevorzugtes Breitenwachstum des Kornes eingeleitet würde.

Schon in der Achse *B* zeigten die Stärkekörner in einzelnen Zellen der Rinde, infolge bevorzugter kräftiger Lösung und darauf folgender Neuanlagerung von Stärkesubstanzen, Neigung zur Ausbildung unregelmässiger Formen (Fig. H *a* und *b*, Taf. 9). Es hatten sich die Chromatophoren der bei der Lösung unregel-

Digitized by Google

mässig gestalteten Körner ungleich verteilt, so dass bei der Neuanlagerung Wülste verschiedene Art an den Körnern entstanden. In der Achse *A* waren derartige Kornformen überall häufig, da in diesem relativ alten Organe die Körner mehrere kräftige Lösungsperioden durchmachen mussten und so unregelmässiger werden konnten. In Fig. L sind einige kleine, stark gelöste Körner aus der Achse *A* abgebildet; in Fig. K und in Fig. M, N und O, Taf. 9, solche Körner, bei denen in letzter Zeit wieder Anlagerung stattgefunden hatte. Während Fig. G, Taf. 9, bei 900-facher Vergrösserung gezeichnet wurde, sind die zuletzt angeführten Figuren nur 600-fach vergrössert.

Wie klein gegenüber den Stärkekörnern der Chloroplasten der Achse die Stärkekörnchen der Chloroplasten der Pallisadenzellen der Laubblattoberseite sind, geht aus der Fig. S, Taf. 9, hervor, welche einen Chloroplasten mit 3 Stärkekörnchen bei 900facher Vergrösserung darstellt. Dem entsprechend kann schon ein relativ schwaches Ferment die Stärkekörner der Pallisadenzellen innerhalb 10 Stunden lösen.

Z. Die Stärkekörner der Achse von Cyrtodeira cupreata Hanst.

Die Pflanze, welche ich als Beispiel für die zahlreichen untersuchten Individuen benutzen will, war ein 3 cm langer Steckling mit 6 grösseren Internodien, welcher ungefähr $^1/_2$ Jahr alt war. Die Blätter des zweiten Internodiums waren halb, die der zwei nächstfolgenden Internodien fast ganz ausgewachsen; die unteren Internodien waren blattfrei und mit zahlreichen Würzelchen besetzt. Jedes der in zweigliedrigen dekussierten Wirteln stehenden Blätter trug in der Achsel einen kräftigen Zweig, dessen erstes Internodium lang gestreckt war.

Der Querschnitt der, soweit sie beleuchtet war, durch und durch grünen Achse zeigte ein grosses, in den grünen Internodien nur wenig Stärke führendes Mark und eine relativ breite Rinde, mit mässig dicker, kollenchymatischer Hypodermis und einem gleichförmigen Rindenparenchym, dessen Chloroplasten in den ausgewachsenen Internodien reichlich Stärke führten.

Die Chloroplastensubstanz adhäriert den Stärkekörnern augenscheinlich sehr stark, bleibt auch beim Herausschlemmen der Stärkekörner aus den Zellen häufig an den Stärkekörnern sitzen, dieselben wie in der lebenden Zelle umhüllend. Die stärkeführenden Chloroplasten liegen, wie die Plasmolyse zeigt, in einer relativ zähflüssigen und dünnen Cytoplasmaschicht und sind annähernd gleichmässig auf allen Wänden verteilt. Die Stärkekörner sind fast kugelförmig oder wenig längsgestreckt, dabei stets Rotationskörper; nur dann, wenn sie sehr gross werden, flachen sie sich etwas ab. Die Schichtung ist nur sehr schwach exzentrisch, und deshalb findet man auch unter den in Lösung begriffenen und unter den Stärkekörnern alter Internodien keine unregelmässig gestalteten Körner.

Das Interessanteste an den Stärkekörnern von Cyrtodeira cupreata Hanst. sind die fast in allen Körnern relativ früh auftretenden, nicht mit Berührungsspalten der Stärkekörner zusammenhängenden, in monarchen Körnern vorkommenden, zahlreichen Risse, welche hier leicht in Stärkekörnern zu beobachten sind, welche in lebenden Chloroplasten intakter Zellen liegen.

Digitized by Google

Die als Beispiel gewählte Pflanze zeigte das Folgende. In Internodium 2 erschien das mittlere Rindenparenchym noch fast frei von Stärke. Die stärkefreien Chloroplasten waren meist halbkugelig, mit der flachen Seite der Wand anliegend (Fig. A, Taf. 5). Hier und da führten die Chloroplasten ein sehr kleines zentrisch oder exzentrisch liegendes Stärkekörnchen, in der Nähe des Leitbündelcylinders auch mehrere. Im 3. Internodium, welches 4 mm dick war, führte fast jeder Chloroplast der Rinde kugelförmige, wenig exzentrisch und zart geschichtete Stärkekörner (Fig. B, Taf. 5), die völlig und ziemlich gleichmässig von dem Chloroplasten umhüllt schienen. Selten fanden sich 2 oder mehrere Körner in einem Chloroplasten. Risse kamen nur vereinzelt in den Körnern vor. Das 4. Internodium, welches 6 mm dick war, zeigte mit zahlreichen Rissen versehene Körner von Grösse und Gestalt der Fig. C, Taf. 5. Internodium 5, welches schon etwas in der Erde steckte, hatte sicher ganz andere Lebensschicksale gehabt als Internodium 4; denn es hatten sich ja an ihm zahlreiche Wurzeln gebildet, und es hatte wohl anfangs viel Stärke abgeben müssen; trotzdem unterschied sich die Form der Körner wenig von der Form der Körner in Internodium 4, da ja bei der Lösung die Schichten nur gleichmässig abgetragen werden konnten. Internodium 6 und 7 waren völlig im Boden verborgen gewesen. Da sie die letzten Internodien des Stecklings waren, so haben sie höchst wahrscheinlich anfangs alle Stärke abgeben müssen, und es ist deshalb leicht verständlich, dass alle Stärkekörner, als sekundäre Stärkekörner, gleichmässig geschichtet und rissfrei waren. In anderen Stecklingen, welche ich im Oktober untersuchte, besassen alle Stärkekörner älterer, basaler Internodien mehr oder weniger zahlreiche, oft anscheinend 20 bis 30, vom Zentrum ausstrahlende Risse. Einzelne Risse waren sehr breit (Fig. L β, Taf. 7), so dass man daran denken konnte, dass hier schon Erweiterung der Risse durch Fermente, vor der Oeffnung dieser Risse nach aussen, stattgefunden habe.

Im November zeigten die zweit- und drittjüngsten Internodien einiger, jetzt nur langsam wachsender Pflanzen Stärkekörner, deren grösste die Grösse der Fig. B, Taf. 5, besassen. Die kleineren Körner waren entweder noch völlig intakt oder zeigten im Zentrum kleine, weniger stark lichtbrechende Stellen (wie Fig. B α, Taf. 5). Die grössten Körner besassen schon hier und da Risse. Brachte ich zu den in Wasser liegenden Schnitten seitlich 1—2-proz. Kalilauge, so sah ich in den kernfreien, intakten Stärkekörnern einen schwächer lichtbrechenden Kern entstehen, dann, ehe die Verquellung begann, kleine Risse auftreten.

Digitized by Google

V. Die Stärkekörner als Bestandteile des lebenden Protoplasten.

Wie wir wissen, haben die Eigenschaften der Stärkekörner, neben denen der Zellmembran, die empirische Grundlage für die philosophischen Anschauungen NÄGELIS über den feinsten Bau der ganzen Zelle geliefert; NÄGELI glaubte deshalb, dass der Protoplast und das Stärkekorn prinzipiell gleich gebaut seien.

Wenn auch nicht so direkt wie NÄGELI, wurde doch anscheinend auch WIESNER durch die Untersuchung der Zellwand dazu geführt, eine Hypothese über das Wesen der Organisation der Zelle zu erfinden, welche voraussichtlich von noch geringerem Einfluss auf die Entwickelung der Wissenschaft bleiben wird als die Micellarhypothese NÄGELIS. WIESNER (I) glaubt, die Zelle sei in allen Teilen aus kleinsten Teilkörperchen, Plasomen, zusammengesetzt, welche sich zur Zelle verhielten wie die Zellen zum Gewebe (S. 271). Diese Plasomen sind nach WIESNER selbst lebend, sind organisiert (S. 237) und unterscheiden sich von dem Leblosen völlig (S. 277); sie assimilieren, teilen sich und ergänzen sich durch Wachstum wieder (S. 272); sie sind die Träger der erblichen Anlagen.

Beim Zellwachstum ergänzt nur das Plasom seine Masse durch Wachstum, während das Zellwachstum nur durch Vermehrung und Wachstum der Plasomen erfolgt (S. 206). Die Existenz der Plasomen erscheint nicht direkt beweisbar (S. 257); sie sind wahrscheinlich meist unsichtbar, vielleicht (S. 274) die kleinsten kugelförmigen Gebilde, die man in der Zelle sehen kann.

Nach dieser Hypothese muss WIESNER, wie NÄGELI, Protoplasma und Stärkekörner als prinzipiell gleich gebaut auffassen. In der That ist nach WIESNER „der letzte mögliche Ausgangspunkt der Entstehung eines Amylumkornes ein Plasom", d. h. also die Anlagen der Stärkekörner sind organisiert; sie sind von vornherein in der Zelle vorhanden, entstehen nie neu, können sich vielmehr nur durch Teilung vermehren. Sie bestehen aus „Amylosomen". Sie sind ähnlich gebaut wie die Membranen (S. 185), welche aus „Dermatosomen" bestehen, die aus sichtbaren Plasomen hervorgehen (S. 132), welche ihr Wachstum einstellen, sobald sie zu Dermatosomen geworden sind (S. 132).

Digitized by Google

Eine andere relative Stellung müssen die Stärkekörner in dem Systeme derjenigen Forscher einnehmen, welche den Protoplasten als Flüssigkeit auffassen.

Dieser Generalhypothese, welcher sich auch meine Anschauungen, wie wir sehen werden, unterordnen, sowie auch besonders die PFEFFERS (Abhandl. der math.-phys. Klasse d. Kgl. sächs. Ges. d. Wissensch., 1890, 15, II), schliessen sich einige ältere und neuere Theorieen an, von denen ich nur die mir am wichtigsten erscheinenden besprechen will.

Nach BERTHOLD (I, 1886) ist der Protoplast eine Flüssigkeit im exakten physikalischen Sinne und zwar eine höchst komplizierte Emulsion, in welcher z. B. der Zellkern, der Zellsaft, die Chromatophoren als grössere Tropfen auftreten, kleinere Tropfen vorkommen und feste Körper suspendiert sein können. Die Grundmasse des Cytoplasmas hält BERTHOLD nicht überall in der Zelle für gleichartig (S. 63), doch aber an den einzelnen Stellen für annähernd homogen und nur durch eingelagerte Tröpfchen, Körnchen und Fädchen meist unbekannter Natur und Funktion getrübt. Er stand damit vorzüglich im schärfsten Widerspruch zu denjenigen, welche der „Grundmasse" des Protoplasten eine Netzstruktur, Gerüststruktur oder Schwammstruktur zuschrieben, wie SCHMITZ (1880), STRASBURGER (1882), FROMANN (1884), HEITZMANN (1884) und andere, welche man bei BÜTSCHLI nebst noch vielen oft sehr eigentümliche abweichende Anschauungen vertretenden Zoologen (III, S. 102) gut zusammengestellt findet. Nur BÜTSCHLI hatte schon 1878 (Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und verwandter Organismen, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1878, 30, S. 205) und 1885 (Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der Noctiluca, Morph. Jahrb. 1885, X, S. 529) eine Ansicht angedeutet, welche eine oberflächliche Aehnlichkeit mit der 1886 begründeten Theorie BERTHOLDS hat.

1878 (S. 275) sagte er: „Von dem Auftreten einfacher, spärlicher Vakuolen im Protoplasma vieler Protozoën findet sich ein ganz allmählicher Uebergang zu vollständig alveolärem oder, was dasselbe ist, retikulärem Plasma, wenn die Vakuolen oder Alveolen so dicht gedrängt sind, dass die eigentlichen Plasmawände ein wabenartiges, im optischen Schnitte netzartiges Gefüge annehmen. Das eigentlich Bewegliche und Lebendige bleibt hier immer das homogene Plasma in ähnlicher Weise, wie bei unserer Amoeba Blattae es die aus homogenem Plasma bestehenden Schleimfäden sind." 1885 (S. 548) spricht BÜTSCHLI dem Kerne der Cilioflagellaten einen wabigen Bau zu. Die Wabenwände sind ihm hier das „eigentliche Plasma".

BERTHOLD suchte seine Hypothese durch Nachweisung von Analogieen zwischen den Eigenschaften der Emulsionen und der Protoplasten zu stützen.

BÜTSCHLI hat 1892 seine Anschauungen in einer grösseren Arbeit (III) zu beweisen gesucht. Er führt darin den Nachweis, dass das Cytoplasma und der Zellkern (z. B. S. 83) aus einer stärker lichtbrechenden Masse bestehe, in welche eine schwächer lichtbrechende Masse in Tröpfchen so eingelagert sei, dass die erstere nur dünne Lamellen bilde. Der Protoplast habe „Schaumstruktur" oder sei „wabig" gebaut. Aus der Darstellung BÜTSCHLIS geht hervor, dass er nur denjenigen so gebauten Bestandteil des Protoplasten, welcher bis 1 μ weite Maschenräume (nur selten bis 8 μ, z. B. bei Bursaria, S. 153) besitzt

Digitized by Google

als eigentliches Protoplasma auffasst; er hält nur die feine schaumige Vakuolisierung für die „eigentliche“ Plasmastruktur (S. 108).

Grössere Vakuolen (teilweise schon Netzstruktur von 0,005 Durchmesser) sind BÜTSCHLI etwas, was nicht zur „eigentlichen“ Plasmastruktur gehört, ebenso die in den Maschenwänden vorkommenden Körnchen. Wo keine Struktur im Plasma sichtbar ist, glaubt BÜTSCHLI, dass die Wabenwände so fein geworden seien, dass man sie nicht mehr erkennen könne (S. 171).

Gerade dieser Versuch des Herausschälens der besonderen Plasmastruktur, des Aufsuchens der eigentlichen Plasmasubstanz, unterscheidet die Ansichten BERTHOLDS und meine Ansichten von der BÜTSCHLIS erheblich. Mir erscheint das Verfahren, eine bestimmte Vakuolengrösse für den Massstab von deren Bedeutung zu machen, völlig willkürlich.

Immerhin hat es BÜTSCHLI durch direkten und sorgfältigen Vergleich der Struktur der Oelschäume mit der des Protoplasten wahrscheinlich gemacht, dass die feineren Strukturbilder des Cytoplasmas und Zellkernes häufig von einer Emulsionsstruktur herrühren und zwar von dem Spezialfalle der Emulsionsstruktur, bei welchem eine Grundmasse in relativ geringer Menge vorhanden ist, die eingeschlossenen Tröpfchen relativ gross und schwach lichtbrechend sind. Dieser Nachweis ist sehr wichtig als Stütze der Emulsionshypothese und wohl auch deshalb mit Freude zu begrüssen, als das Resultat von BÜTSCHLIS Arbeit vielleicht dahin führen dürfte, dass auch auf zoologischem Gebiete eine mehr physikalische und weniger naturphilosophische Betrachtungsweise der Protoplasten allgemeiner Platz greift.

Wenn nun auch der von BÜTSCHLI aufgefundene Spezialfall feinster Emulsionsstruktur, die Schaumstruktur oder wabige Struktur, in vielen Fällen, vorzüglich bei Tieren, zu beobachten sein mag, so ist es doch ebenso sicher, dass es sehr zahlreiche Fälle giebt, in welchen kleine Tröpfchen in einer für die besten Instrumente homogenen Zwischensubstanz so eingebettet sind, dass sie rund bleiben, in denen also die anscheinend homogene Grundsubstanz relativ reichlich vorhanden ist. Ich mache, um ein hierher gehörendes Beispiel zu erwähnen, nur auf die in Fig. a, Taf. 4, abgebildeten Leukograna der Chromatophoren, sowie auf die ebenda abgebildeten Grana aufmerksam, welche oft viel kleiner als 1 μ sind. Die farblose Grundsubstanz der Chloroplasten erscheint völlig homogen (die Angaben über die Struktur dieser Substanz von FRANK SCHWARZ, welche auch BÜTSCHLI aus dessen von Unrichtigkeiten wimmelndem Buche zitiert, sind, wie ich schon früher [MEYER, XII] bewiesen habe, völlig falsch).

Nach allen meinen Erfahrungen über den mikroskopischen Bau des Protoplasten und dessen Verhalten gegen Härtungsmittel und andere chemische Reagentien, bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass in dem lebenden Protoplasten alle die Strukturen vorkommen, welche man bei einer in verschiedenen Regionen ungleichen, aus sehr verschiedenartigen Substanzen, die mehrfach ineinandergeschachtelt sein können, bestehenden Emulsion erwarten muss. Dabei ist besonders und eindringlich darauf hinzuweisen, dass diese Emulsion nachweislich zum grossen Teil aus sehr zähflüssigen relativen Grundmassen (z. B. Zellkern) und Einschlüssen besteht, deren Formbildung schon dadurch eigenartig erscheinen kann, dass labile Zustände der Form der Flüssigkeit in der Emulsion lange

Digitized by Google

erhalten bleiben. Die Fähigkeit dieser Flüssigkeiten (welche wohl häufig Eiweisskörper enthalten mögen), bei Wasserentziehung ihre Form beizubehalten und dichter zu werden, macht es mir wahrscheinlich, dass sie wesentlich so aufzufassen sind wie die amylosige Wasserlösung, also als mehr oder weniger zähe Lösungen von relativ wenig Wasser in einem Körper, dessen verflüssigter Zustand sich nicht mit Wasser mischt. Ausser diesen einen wesentlichen Bestandteil der Emulsion bildenden, oft sehr zähen Flüssigkeiten kommen meiner Ansicht nach normale Flüssigkeiten (z. B. Fetttropfen, Tropfen von ätherischen Oelen), ferner normale, mit Wasser mischbare wässerige Lösungen und normale Lösungen von Stoffen in nicht mit Wasser mischbaren Flüssigkeiten als Bestandteile der Emulsion in Betracht. Alle festen Körper, soweit sie nicht Lösungen der zuerst besprochenen Art, welche durch teilweise Entziehung des Lösungsmittels in anscheinend festen Zustand gebracht wurden, sind krystallisiert, so z. B. das Oxalat, die Cellulose in der Zellwand, die Amylose in den Stärkekörnern. Alle „Körnchen", die im Protoplasten vorkommen, sind, wenn sie nicht aus Krystallen bestehen, mehr oder weniger zähflüssige Tröpfchen.

Da ich bewiesen habe, dass die Stärkekörner aus Krystallen bestehen, so ist die von manchen Forschern ausgesprochene Ansicht, die Stärkekörner entständen durch Umwandlung der Chromatophorensubstanz oder Protoplasmasubstanz, gegen welche ich mich schon 1885 (IX, S. 500) aus anderen Gründen erklärt habe, als unrichtig zu verwerfen. Die Chromatophoren kondensieren die verschiedenen Zuckerarten etc. zu Stärkesubstanzen und diese krystallisieren sofort aus, die Trichite der Stärkekörner bildend.

Wenn der feste Aggregatzustand der Stärkekörner auch bedingt, dass die Stärkekörner nicht so energisch in den Chemismus der Zelle eingreifen als die flüssigen Bestandteile der Zelle, so hat doch meine Untersuchung gelehrt, dass dieselben kaum einen Augenblick im stabilen Zustande sind. Wie ich mir das Verhältnis zwischen den Stärkekörnern und dem übrigen Protoplasten danach vorstelle, mag in den folgenden Zeilen kurz charakterisiert werden.

Wenn ich auch den Protoplasten mit Berthold als eine Emulsion bezeichne, so besitzt diese Emulsion meiner Ansicht nach doch in jeder Pflanzenzelle im allgemeinen einen ganz bestimmten Bau, d. h. es liegen in einer solchen Zelle bestimmte abgegrenzte Flüssigkeitsmassen zu einander in einer bestimmten Lage. Am leichtesten erkennen wir diese Thatsache am Baue des Zellkernes, wo wir Chromatinmassen und Nukleolen und Kernsaft stets in einer bestimmten relativen Lage zu einander finden. Aehnliches sehen wir bei Betrachtung der granaführenden Chromatophoren, bei denen wir die Grana stets in der farblosen Grundmasse liegen sehen.

In den Individuen einer einzelligen Alge bestimmter Species haben nach dieser Anschauung in einem gegebenen Momente der Entwickelung der Individuen, unter gleichen Umständen, alle abgegrenzten Flüssigkeitsmassen, der Zellkern und dessen Einschlüsse, das Cytoplasma, die Chromatophoren, die Vakuolen etc. etc., eine annähernd gleiche und bestimmte Lage zu einander, sie bilden miteinander ein sehr kompliziertes, prinzipiell für alle in Rede stehenden Zellen, in dem gegebenen Momente gleichartig gebautes System. Die Be-

Digitized by Google

ständigkeit dieses Systemes und sein eigentümliches Verhalten gegen in dasselbe eintretende Kräfte und Stoffe hängt wohl in erster Linie mit der Kleinheit seiner Komponenten zusammen. Dieses relativ stabile Flüssigkeitssystem kann bildlich eine aus Flüssigkeiten gebaute Maschine genannt werden.

Vergleichen wir eine einzellige Alge, welche sich später in zwei Zellen teilt, mit einer Maschine, so können wir sagen, dass diese Maschine in einer ganz bestimmten Weise abläuft, wenn wir sie mit den für ihren Gang nötigen Kräften und Stoffen versehen. Die Menge und Intensität der in der Zeiteinheit zugeführten Kräfte (z. B. Licht und Wärme) und Stoffe muss eine bestimmte sein, wenn die Maschine im Gange erhalten werden und nicht der Zerstörung anheimfallen soll. Werden die nötigen Kräfte und Stoffe aber innerhalb der günstigen Grenzen der Intensität in den richtigen Verhältnissen zu einander fortdauernd zugeführt, so ändert sich der Bau der Maschine fortlaufend, indem sich in dem Flüssigkeitssystem die relative Lage der flüssigen Glieder des Systemes nach bestimmten Gesetzen ändert und zugleich in jedem Gliede Aenderungen infolge des Eintrittes und der Bildung neuer und des Austrittes oder Zerfalles alter Stoffe stattfinden. Durch die Aufnahme neuer Stoffmengen in die verschiedenen Glieder des Systemes wachsen diese, und unter Umständen wächst so auch die Zellmaschine selbst. Die fortlaufende Aenderung des Baues des Systemes kann sich auch in der Entstehung neuer Glieder des Emulsionssystemes, z. B. von Fetttropfen, Sekrettropfen etc., an bestimmten Orten des Systemes dokumentieren.

Der Gang der Flüssigkeitsmaschine ist, wie gesagt, ein ganz bestimmter, allerdings innerhalb bestimmter Grenzen schwankender. Die Schwankungen werden hervorgerufen durch diejenigen Schwankungen der äusseren Verhältnisse, der eintretenden Stoff- und Kraftmengen, welche möglich sind, ohne dass eine Zerstörung der Maschine eintritt. Ist die Maschine in bestimmter Weise unter Stoffänderung und Umlagerung der einzelnen Teile bis zu einem gewissen Grade herangewachsen, so tritt, je nach der Bedeutung der verschiedenen Maschinenteile, mehr oder weniger sorgfältige Teilung der letzteren ein; solche, deren vollständige Neuentstehung während des Ablaufens der Maschine stattfindet, teilen sich nicht. Es tritt eine völlige Umlagerung der Glieder des Systemes ein, so dass zwei annähernd gleiche Systeme resultieren, von denen jedes fast völlig dem Systeme gleicht, von welchem wir ausgingen. Der trotz aller kleinen Schwankungen stattfindende relativ bestimmte Verlauf der Aenderungen des Systemes bedingt am Ende die relative Konstanz der Species, die unvermeidlichen kleinen Aenderungen prägen sich am Ende der Entwickelung in der Entstehung der Varietät aus, welche in jedem Individuum mehr oder weniger auffällig vorliegt. Der relativ konstante Verlauf bedingt während des Ablaufens der Maschine die relativ konstante Morphologie und die relativ konstante Form der normalen Lebensäusserungen, während die nach dem Baue der Maschine möglichen Schwankungen, welche durch die Schwankungen der äusseren Verhältnisse bedingt sind, die zweckmässigen Reaktionen gegen äussere Einflüsse ermöglichen.

Wir wissen, dass die Glieder des Systemes nicht alle von gleichem Werte für die Konstanz der Form sind, in welcher das System seinen Lebenslauf durchmacht. Sicher ist eine bestimmte Grösse, ein bestimmter Emulsionsbau, eine bestimmte Beschaffenheit des Zellkernes eines solchen Systemes für den

Digitized by Google

Verlauf des Umlagerungsprozesses, welcher in einem bestimmten Zeitmomente vor sich geht, wichtiger als die Grösse und die Zusammensetzung eines Tropfens von ätherischem Oele, welcher im Cytoplasma liegt. Meiner Ansicht nach ist aber keine scharfe Wertgrenze zwischen den verschiedenen Gliedern des Systemes vorhanden, sondern es finden sich alle Uebergänge der Wichtigkeit zwischen dem Einflusse, welchen jedes Glied des Systemes, vom Zellkern bis zum Oxalkrystall, in einem gegebenen Momente für den zweckmässigen Ablauf der Maschine besitzt. Ich spreche deshalb auch keinem Krystalle, welcher in einem solchen Systeme sich ausbildet, jede Einwirkung auf den Ablauf der Maschine ab. Allerdings wird seine Einwirkung eine geringe sein, solange er nicht angegriffen wird; es kann jedoch unter Umständen sogar ein Oxalkrystall von äusserster Bedeutung für den Gang der Maschine werden, nämlich dann, wenn der Zelle kein Kalk von aussen zugeführt wird, so dass sie zur langsamen Lösung des Krystalles schreitet.

Auch die Stärkekörner sind solche feste Glieder des Systemes, welche allerdings durch ihre feine Trichitenstruktur leichter angreifbar sind als kompakte Krystalle. Sie gehören zu denjenigen Gliedern des Systemes, das wir Zelle nennen, welche die grösste Schwankung nach Menge und Form zeigen können, ohne dass der Gang der Maschine, in welcher sie entstehen, darunter erheblich geändert wird. Sie gehören ferner zu den Gliedern, welche völlig neu entstehen können. Ihre Entstehung, Formbildung und Lösung ist in erster Linie abhängig von den Vorgängen, welche in den Chromatophoren statthaben, diesen relativ wichtigen, konstanten und sich nur durch Teilung vermehrenden Gliedern des Systemes.

Abgesehen von allen tieferen Einflüssen, welche auf die Chromatophoren durch die übrigen Glieder des Systemes ausgeübt werden, ist aber z. B. schon die Form der Chromatophoren durch die Beschaffenheit des Cytoplasmas und durch die Form der Vakuolen, welche das Cytoplasma durchsetzen, bedingt, und die Form der Chromatophoren ist von Wichtigkeit für die Form der Stärkekörner. Das Verhalten des Cytoplasmas und der Vakuolen, die kondensierende oder lösende Thätigkeit der Chromatophoren u. s. w. sind aber wieder bis zu einem gewissen Grade abhängig von der Art der Zufuhr der Stoffe und der Kräfte. Kein Moment im Gange der Maschine bleibt deshalb ohne Einfluss auf die Ausgestaltung der Stärkekörner. So spiegelt sich in dem Schicksale und teilweise auch in Form und Schichtung der Stärkekörner der Gang der Maschine wieder. Den grossen Rhythmus der Maschine sehen wir sich wiederspiegeln in der relativen Konstanz der Form und der Schichtenbildung einer Stärkesorte, der Stärkespecies; die Schwankungen, die innerhalb gewisser Grenzen im rhythmischen Gang der Maschine auftreten können, ohne dass diese dem Zerfalle entgegengeht, sehen wir sich ausprägen in der besonderen Form und besonderen Schichtenfolge jedes einzelnen Stärkekornes der Zelle.

Und wie im ausgeprägtesten Masse die Veränderungen des Stoffes, der Form und Stellung der flüssigen Glieder des Systemes auf die Stärkekörner einwirken, so wirken die letzteren, wie wir sahen, auch auf diese wieder zurück, wenn auch sehr auffallende Aenderungen an den Stärkekörnern nur kaum merkbare Aenderungen im Gange der Maschine zu schaffen scheinen.

Digitized by Google

Litteraturverzeichnis.

I. Acqua, Sulla formazione dei granelli d'amido nel Pelargonium zonale. Malpighia, Vol. VII, 1893, p. 393—396. (Centralblatt, 1894, No. 27/28, S. 25.)
I. Allhin Felix, Ueber den Verzuckerungsprozess bei der Einwirkung verdünnter Schwefelsäure auf Stärkemehl bei höherer Temperatur. Journal für prakt. Chemie, (2) 22, S. 80, 1880.
I. Asboth, Repet. analyt. Chem. 1887, VI, 299—308. (Berichte 1887, S. 483.)
I. Baily, On the Properties of Starch. Philosophical Magazine, 1876, Vol. II, p. 123.
I. Baranetzky, Die stärkeumbildenden Fermente in den Pflanzen. Leipzig 1878, Arthur Felix.
I. de Bary, Morphologie und Biologie der Pilze, 2. Auflage, 1884.
I. Baswitz, M., Zur Kenntnis der Diastase. Ber. d. Deutsch. chem. Gesellsch., 1878, S. 1443.
I. Béchamp, Mémoire sur les produits de la transformation de la fécule et du ligneux sous l'influence des alcalis, du chlorure de zinc et des acides. Comptes rendus, 50 (1856), p. 1211.
II. Béchamp, Nouvelles études sur l'amidon. Comptes rendus, T. 39, p. 653.
I. Belzung, Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de Chlorophylle. Annales des sciences naturelles, 7. Série 1887,5, p. 179.
II. Belzung, Nouvelles recherches sur l'origine des grains d'amidon et des grains chlorophylliens. Annales des sciences naturelles, Botanique, 1891, 13, p. 1.
I. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
I. Berzelius, Jahresbericht für Chemie 1831, Bd. 10, S. 201.
I. Binz, August, Beiträge zur Morphologie und Entstehungsgeschichte der Stärkekörner. Flora 1892, Bd. 76, und Dissertation, Basel 1892 (Ia).
I. Biot et Persoz, Mémoire sur les modifications que la fécule et la gomme subissent sous l'influence des acides. Annales de chimie et de physique, Tom. 52, 1833, p. 72.
I. Böhm, Beiträge zur näheren Kenntnis des Chlorophylls. Sitzungsbericht der math.-naturw. Klasse der Akademie der Wissenschaften, Wien 1857.
I. Bourquelot, Em., Sur les caractères de l'affaiblissement éprouvé par la diastase sous l'action de la chaleur. Comptes rendus, Tom. 114, 1887, p. 576.
I. Brasse, Sur la présence de l'amylase dans les feuilles. Comptes rendus 1884, 99, p. 878.
I. Brewster, On circular Crystals. Trans. Roy. Soc. 1853, Part 20, p. 607.
I. Brown, Horace T. and Morris, G. Harris, The Amylodextrin of W. Nägeli and its relation to soluble Starch. Journ. of the Chemical Society, July 1889.
II. Brown and Morris, The Determination of the molecular Weights of the Carbonhydrates, Part II. Journ. of the Chemical Society, July 1889.

Digitized by Google

III. Brown and Heron, Beiträge zur Geschichte der Stärke und der Verwandlungen derselben. Liebigs Annalen der Chemie, 1879, Bd. 199, S. 165.
IV. Brown and Morris, Researches on the Germination of some of the Gramineae. Journ. of the Chemical Society, 57, 1890, p. 458.
V. Brown, Horace T., F. R. S., and Morris, G. Harris, Th. D., F. J. C., A Contribution to the Chemistry and Physiology of Foliage Leaves. Journ. of the Chemical Society, May 1893, p. 604.
VI. Brown and Morris, Ueber die nicht krystallisierbaren Produkte der Einwirkung von Diastase auf Stärke. Liebigs Annalen, 1885, Bd. 231, S. 72.
I. Brukner, Bruno, Beiträge zur genaueren Kenntnis der chemischen Beschaffenheit der Stärkekörner. Sitzber. der K. Akademie der Wissenschaften, Bd. 85, Abt. I, Novemberheft (1884); ferner: Monatshefte für Chemie, Bd. IV, Jahrgang 1883, S. 889.
I. Bütschli, O., Ueber den feineren Bau der Stärkekörner. Verhandlungen des Naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. Bd V, Heft 1.
II. Bütschli, O., Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokrystallen und die Struktur von Cellulose und Chitinmembranen. Mit 2 Tafeln. Heidelberg 1894.
III. Bütschli, O., Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig, Engelmann, 1892.
I. Correns, Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembran. Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 23, p. 254.
I. Crüger, H., Westindische Fragmente, III. Botanische Zeitung, 1854, p. 41 bis 50, mit Tafel 2.
I. Dafert, Zur Kenntnis der Stärkearten. Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1885, S. 837.
II. Dafert, Beiträge zur Kenntnis der Stärkegruppe. Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1886, S. 259.
III. Dafert, Ueber Stärkekörner, welche sich mit Jod rot färben. Bericht der Deutsch. Bot. Gesellsch., 1887, S. 108.
I. Dallas, W., Note on circular Crystals. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Vol. IX, 1878, p. 129, Session 1875—76.
I. Dehnecke, Karl, Ueber nicht assimilierende Chlorophyllkörper. Dissertation, Bonn 1880.
I. Delffs, Ueber das Verhalten der zerriebenen Stärkekörner gegen kaltes Wasser. Poggendorffs Annalen der Physik und Chemie, 109, S. 648 (1860).
I. Detmer, Beiträge zur Kenntnis des Stoffwechsels keimender Kartoffeln. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1893, S. 149.
II. Detmer, Ueber den Einfluss der Reaktion Amylum sowie Diastase enthaltender Flüssigkeiten auf den Verlauf des fermentativen Prozesses. Zeitschrift für physiolog. Chemie, VII, S. 1—7, 1882.
III. Detmer, Vergleichende Untersuchungen über den Einfluss verschiedener Substanzen auf Pflanzenzellen und auf Fermente der Pflanzen. Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1881, S. 731.
I. Dietrich, Helfenberger Annalen 1888, S. 17.
I. Dippel, L., Das Mikroskop und seine Anwendung, Bd. I und II. Braunschweig 1867 und 1869.
I. Dodel, Arnold, Beitrag zur Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner von Pellionia Daveauana. Flora, 1892, S. 267—280.
I. Dragendorff, Untersuchungen aus dem Universitätslaboratorium in Rostock; 2. Ueber die Bestandteile des Stärkekornes. Hennebergs Journal für Landwirtschaft, 1862, Neue Folge VII, S. 206 und 211.
I. Ebner, Ueber den Unterschied krystallinischer und anderer anisotroper Strukturen. Monatshefte für Chemie, 1885, Bd. 6, S. 48. (Gesammelte Abhandlungen aus den Sitzungsberichten der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien.)

Digitized by Google

I. Famintzin, Ueber amylumartige Gebilde etc. Verhandlungen des Naturw.-med. Vereins in Heidelberg, 1869; in Heidelberger Jahrbücher der Litteratur, 1869, Jahrgang 62, S. 226.
I. Fischer, Emil, Synthese einer neuen Glucobiose. Bericht der Deutschen Chemischen Gesellschaft, 1890, S. 3687.
I. Flückiger, F. A., Ueber Stärke und Cellulose. Archiv der Pharmacie, 145, April 1871.
II. Flückiger, F. A., Ueber die Löslichkeit der Stärke. Der Jahresversammlung des schweiz. Apotheker-Vereins in Bern am 20. Sept. 1860 vorgetragen; Separatabzug.
I. Griesmayer, Ueber die Verflüchtigung des Dextrinbegriffes. Journal für praktische Chemie (2) Bd. 48, 1893, S. 225—230.
II. Griesmayer, Ueber das Verhalten von Stärke und Dextrin gegen Jod und Gerbsäure. Annalen der Chemie und Pharmacie, 1871, Bd. 84, S. 40.
I. Gris, Arthur, Du développement de la fécule et en particulier de sa resorption dans l'albumen des grains en germination. Annales des sciences naturelles, Botanique, 1860, Tom. 13, p. 106.
II. Gris, Arthur, Note sur la fécule du riz. Bulletin de la société botanique de France. 1860, Tom. 7, p. 876.
I. Guérin-Varry, Mémoire sur deux produits naturels de la végétation considérés comme de gomme. Annales de chimie et de physique, (II) Tom. 56, p. 225 (1834).
II. Guérin-Varry, Réponse à la Note de M. Payen insérée dans le tome 56 des Annales de chimie et de physique page 370. Annales de chimie et de physique, (II), Tom. 57, p. 108 (1834).
I. Guibourt, Mémoire sur l'amidon. Journal de chimie médicale, de pharmacie et de toxicologie, 5, 97 (1829). Ein Auszug daraus steht unter dem Titel „Extrait d'un Mémoire sur l'amidon" in
Ia. Annales de chimie et de physique, II, Tom. 40, p. 183 (1829).
I. Hansen, Adolph, Ueber Sphärokrystalle. Arbeiten aus dem botanischen Institut in Würzburg, Bd. 3.
II. Hansen, Adolph, Berichtigung. Botan. Zeitung, 1884, S. 391.
I. Harting, Recherches de morphologie synthétique sur la production arteficielle des formes calcaires. Amsterdam 1872.
I. Herzfeld, Ueber Maltodextrin. Ein Beitrag zur Kenntnis der chemischen Veränderung der Stärke durch Diastase. Dissertation, Halle 1879 (bei Märker gearbeitet).
I. Hirschfeld, Eugen, Ueber die chemische Natur der vegetabilischen Diastase. Archiv für die gesamte Physiologie von Pflüger, 1886, Bd. 39, S. 499.
I. Hofmeister, Franz, Zur Lehre von der Wirkung der Salze, V. Untersuchung über den Quellungsvorgang. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie, Bd. 27, S. 395.
II. Hofmeister, Franz, Zur Lehre von der Wirkung der Salze VI., Die Beteiligung gelöster Stoffe an Quellungsvorgängen. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie, Bd. 28, S. 210.
I. Höhnel, Beiträge zur Pflanzenanatomie und Physiologie. Botanische Zeitung, 1882, No. 11, S. 145.
I. Höhnig und Schubert, Zur Kenntnis der Kohlehydrate. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien, 1886, Bd. 94, S. 424, Mathemat.-naturw. Klasse.
I. Jaquelain, Mémoire sur la fécule. Annales de chimie et de physique, T. 73, p. 167, 1840.
I. Jentys, Ueber die Hindernisse der Nachweisung der Diastase in Blättern und Stengeln. Verhandlungen der Akademie der Wissenschaften zu Krakau, Bd. 24, 8°, 47 pp.; Krakau 1893 (polnisch). Referat von Rothert, Botanisches Centralblatt 1893, Bd. 54, No. 7, S. 193.

Digitized by Google

I. Jessen, Ueber die Löslichkeit der Stärke. Poggendorffs Annalen der Physik und Chemie, 106, S. 497 (1859).
I. Jessen, Poggendorff's Annalen, 122, S. 482 (1864).
I. Irmisch, Thilo, Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.
I. Kabsch, W., Ueber die Löslichkeit des Stärkemehls und sein Verhalten zum polarisierten Licht. Zürich 1862.
I. Kjeldahl, J., Recherches sur les ferments producteurs de sucre. Résumé du compte rendu des travaux du laboratoire de Carlsberg, 1879.
I. Klebs, Georg, Ueber die Organisation einiger Flagellaten und ihre Beziehung zu Algen und Infusorien. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, I, 2.
I. Kohl, Georg, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.
I. Kolderup-Rosenvinge, Sphärokrystalle hos Mesembryanthemum. Vidensk. Meddelelser fra den naturh. Foren i Kjoebenhavn, 1877—1878, p. 305.
I. Koningsberger, J. C., Bijdrage tot de Kennis der Zetmeelvorning bij de Angiospermen. Proefschrift, Utrecht, Beijers 1891; auch: Archives Neerlandaises, Tom. XXVI, p. 217—258.
I. Krabbe, Untersuchungen über das Diastaseferment. Pringsheims Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. 21, Heft 4, 1890.
I. Kraus, Ueber eigentümliche Sphärokrystalle in der Epidermis von Cocculus laurifolius. Jahrb. für wissensch. Botanik, 8, S. 422.
I. Lehmann, O., Molekularphysik, 2 Bände (a und b), Leipzig 1888, Engelmann.
II. Lehmann, O., Ueber das Wachstum der Krystalle. Zeitschrift für Krystallographie und Mineralogie, I, 1877, S. 453.
I. Leitgeb, H., Die Sphärite. Separatabdruck aus den Mitteilungen des botanischen Institutes zu Graz, Heft 2, Verlag von Gustav Fischer in Jena.
I. Lintner, C. J., Studien über Diastase, I. Erdmanns Journal für prakt. Chemie, Bd. 34, 1886, S. 378.
II. Lintner, Zeitschrift für das gesamte Brauwesen, 1891, S. 281.
III. Lintner, Versuche zur Gewinnung der Isomaltose ans den Produkten der Stärkeumwandlung durch Diastase. Zeitschrift für angewandte Chemie, 1892, 263.
III. Lintner, C. J., und Düll, G., Ueber den Abbau der Stärke unter dem Einflusse der Diastasewirkung. Berichte der Deutschen chemischen Gesellschaft, 1893, S. 2533.
IV. Lintner, Studien über Diastase II. Journal für prakt. Chemie, 1887, Bd. 36, S. 481.
V. Lintner und Eckhardt, Studien über Diastase. Journal für praktische Chemie, 1890, Bd. 41, S. 91.
I. Lippmann, E., Ueber die Kleisterbildung bei verschiedenen Stärkearten. Journal für praktische Chemie, 1861, Bd. 83, S. 51.
I. Maschke, Ueber die Amylonbläschen des Weizenkornes. Journal für praktische Chemie, 1852, Bd. 56, S. 400.
II. Maschke, Einige Beobachtungen über lösliches und unlösliches Amylon, über Moosstärke und Leiocom. Journal für praktische Chemie, 1854, Bd. 61, S. 1.
I. Mayer, Adolf, Die Lehre von den chemischen Fermenten oder Enzymologie. Heidelberg 1882.
I. Melsens, L'Institut, Ire Séct., 1857, 25, p. 161.
I. Mering, Ueber den Einfluss diastatischer Fermente auf Stärke, Dextrin und Maltose. Zeitschrift für physiolygische Chemie, 5, 1881, S. 185.
I. Meusel, Dr. Eduard, Die Quellkraft der Rhodanate und die Quellung als Ursache fermentartiger Reaktionen. Gera 1886.

Digitized by Google

I. Meyer, Arthur, Ueber die wahre Natur der Stärkecellulose Nägelis. Botan. Zeitung, 1886, Jahrg. 44, No. 41, S. 695.
II. Meyer, Arthur, Zu F. W. Dafferts „Ueber Stärkekörner, welche sich mit Jod rot färben". Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1887, Bd. 5, Heft 5, S. 171.
III. Meyer, Arthur, Ueber Stärkekörner, welche sich mit Jod rot färben. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrg. 1886, Bd. 4, Heft 8, S. 337.
IV. Meyer, Arthur, Ancora sulla struttura dei granelli d'amido. Malpighia, I, Fasc. V.
V. Meyer, Arthur, Ueber die Struktur des Stärkekörner. Botan. Zeitung, 1881, S. 841.
VI. Meyer, Arthur, Zu der Abhandlung von G. Krabbe: Untersuchungen über das Diastaseferment unter spezieller Berücksichtigung seiner Wirkung auf Stärkekörner innerhalb der Pflanze. Pringsheims Jahrbücher für wissensch. Botanik, 1890, Bd. 21, S. 520. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1891, S. 238.
VII. Meyer, Arthur, Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig, Verlag von Arthur Felix, erschienen 1882 mit Jahreszahl 1883.
VIII. Meyer, Arthur, Ueber Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Botan. Zeitung, 1883, No. 30, S. 489.
IX. Meyer, Arthur, Ueber die Assimilationsprodukte der Laubblätter angiospermer Pflanzen. Botan. Zeitung, 1885, No. 27.
X. Meyer, Arthur, und Musculus, F., Ueber Erythrodextrin. Zeitschrift für physiologische Chemie, Bd. 4, Heft 6, S. 453.
XI. Meyer, Arthur, und Musculus, F., Dextrin aus Traubenzucker. Zeitschrift für physiologische Chemie, Bd. 5, Heft 1 u. 2, S. 123, und Comptes rendus, 92, 525.
XII. Meyer, Arthur, Kritik der Ansichten von Frank Schwarz über die Struktur und Chemie der Chlorophyllkörner. Botan. Zeitung, 1888, S. 636.
XIII. Meyer, Arthur, Ueber Sphärokrystalle, von Dr. Adolph Hansen (Referat und Kritik dieser Arbeit). Botan. Zeitung, 1884, S. 327.
XIV. Meyer, Arthur, Zu Dr. A. Hansens Berichtigung. Botan. Zeitung, 1884, S. 503.
I. Mikosch, Ueber die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzungsbericht der Wiener Akademie, XCII, Abt. I, S. 72—109, 2 Taf., Juliheft 1885
II. Mikosch, Untersuchungen über den Bau der Stärkekörner. Separatabdruck aus dem Jahresbericht 1887 der k. k. Staats-Oberrealschule in Währing, Wien 1887, Selbstverlag.
I. Moebius, Sphärokrystalle von Kalkoxalat bei Cacteen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1885, Bd. 3, S. 178.
I. Mohl, H. v., Ueber den Bau des Chlorophylls. Botan. Zeitung, 1855, S. 89.
II. Mohl, H. v., Ueber den vorgeblichen Gehalt der Stärkekörner an Cellulose. Botan. Zeitung, 1859, S. 225.
I. Mohr, Ein haltbares Stärkepräparat zu Massanalysen. Liebigs Annalen der Chemie und Pharmacie, 1860, Bd. 115, S. 211.
I. Müller-Thurgau, Ueber Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niederer Temperatur. Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1882 (XI), S. 751.
II. Müller-Thurgau, Zur Kenntnis der Wirkung von Diastase und Invertin, besonders in pflanzenphysiologischer Hinsicht. Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1885, IV, S. 795.
I. Musculus, Remarque sur la transformation de la matière amylacée en glucose et dextrine. Comptes rendus, 50, S. 785 (1860).
II. Musculus, Sur la dextrine insoluble dans l'eau. Comptes rendus, 70, S. 857 (1870).

Digitized by Google

III. Musculus, Comptes rendus, 68, S. 1267 (1869).
IV. Musculus, F., und Gruber, D., Ein Beitrag zur Chemie der Stärke. Zeitschrift für physiologische Chemie, 2 (1878—79), S. 175.
V. Musculus, F., Ueber die Modifikationen, welche die Stärke in physikalischer Hinsicht erleidet. Botan. Zeitung, 1879, No. 22.
VI. Musculus, Bulletin de la société chimique de Paris, Tom. 22, p. 26.
VII. Musculus, Sur l'amidon soluble. Bulletin de la société chimique de Paris, T. 22, p. 26, 1874.
VIII. Musculus, Bemerkungen zu der Arbeit von F. Salomon, betitelt: „Die Stärke und ihre Verwandlungen unter dem Einflusse anorganischer und organischer Säuren." Journal für praktische Chemie, 1883, Bd. 28, S. 496.
I. Nägeli, Bläschenförmige Gebilde im Inhalt der Pflanzenzelle. Zeitschrift für wissenschaftl. Botanik, 1846, Heft III und IV, S. 119.
II. Nägeli, Tageblatt der 32. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Wien im Jahre 1856.
III. Nägeli, Die Stärkekörner. Pflanzenphysiologische Untersuchungen von Nägeli und Cramer, Heft 2, Zürich 1858.
IV. Nägeli, Ueber die chemische Zusammensetzung der Stärkekörner und Zellmembranen. Botanische Mitteilungen von Carl Nägeli, 1863, S. 387; auch: Sitzungsberichte der K. Akademie der Wissenschaften in München, 13. Juni 1863.
V. Nägeli, Ueber die chemische Verschiedenheit der Stärkekörner. Botanische Mitteilungen von Carl Nägeli, 1863, S. 415; auch: Sitzungsberichte der K. Akademie der Wissenschaften in München, 14. November 1863.
VI. Nägeli, Sphärokrystalle in Acetabularia. Sitzungsberichte der bayerischen Akademie der Wissenschaft in München, 8. März 1862.
VII. Nägeli, Doppelbrechende Kugeln in der Schale des Apfels. Sitzungsberichte der bayerischen Akademie der Wissenschaften, 8. März 1862, S. 206.
VIII. Nägeli, Die Anwendung des Polarisationsapparates auf die Untersuchung der vegetabilischen Elementarteile. Sitzungsberichte der bayerischen Akademie der Wissenschaften, 8. März 1862, S. 183.
IX. Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. Leipzig, Engelmann, 1877, II. Aufl.
X. Nägeli, Das Wachstum der Stärkekörner durch Intussusception. Botan. Zeitung, 1881, No. 40, S. 633.
I. Nägeli, Walter, Beiträge zur näheren Kenntnis der Stärkegruppe. Leipzig 1874.
I. Nasse, O., De materiis amylaceis num in sanguine mammalium inveniantur disquisitio. Dissertation, Halle 1866.
I. Payen et Persoz, Mémoire sur la diastase, les principaux produits de ses réactions, et leurs applications aux arts industriels. Annales de chimie et de physique, 1833, Tom. 53, p. 72.
II. Payen, Nouveaux faits sur l'amidon. Annales de chimie et de physique, 1836, Tom. 61, p. 355—373.
III. Payen, Comptes rendus, 1865, Tom. 61, p. 512.
IV. Payen, Mémoire sur l'amidon (substance intérieure de la fécule) et suite de Recherches sur la diastase. Annales de chimie et de physique, II, 1834, Tom. 56, p. 337.
I. Payr, Ueber die Einwirkung von Zinnchlorid auf Stärke bei gewöhnlicher Temperatur. Journal für praktische Chemie, 69, 1856, S. 425.
I. Pfeffer, Ueber die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. Abdruck aus den Berichten der math.-phys. Klasse der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften zu Leizig, Sitzung vom 3. Juli 1893. Mitteilung über die Arbeit von Barthold Hansteen.
II. Pfeffer, Hesperidin, ein Bestandteil einiger Hesperideen. Botan. Zeitung, 1874, S. 529.
I. Pfeiffer und Tollens, Ueber Verbindungen von Kohlehydraten mit Alkalien. Liebigs Annalen, 1881, Bd. 210, S. 285.

Digitized by Google

I. Pohl, J. J., Ueber das Verhalten einiger Stärkearten gegen Wasser, Alkohol und Jodlösung. Journal für praktische Chemie, 1861, Bd. 83, S. 35.
I. Potter, M. C., On the Development of Starch-grains in the laticiferous Cells of the Euphorbiaceae. Linnean Society's Journal, Botany, Vol. XX, p. 446; und: Botan. Centralblatt, 1884, Bd. 18, S. 31.
I. Pringsheim, Ueber Cellulinkörner, eine Modifikation der Cellulose in Körnerform. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, I, S. 288.
I. Prunet, A., Sur le mécanisme de la dissolution de l'amidon dans la plante. Comptes rendus, 115 (1892), p. 751.
I. Reinsch, Neue Jahrbücher für Pharmacie, 2. Jahrg., Bd, 3, S. 65 (1855).
II. Reinsch, Ueber den Einfluss der Salpetersäure auf Krystallisation und optische Verhältnisse der schwefelsauren Salze. Zeitschrift für Krystallographie, 1884, Bd. 9, S. 561.
I. Rosenbusch, H., Mikroskopische Physiographie der petrographisch wichtigen Mineralien. Stuttgart, 2 Bände = a und b; a 2. Aufl. erschien 1885 und b 1887.
I. Russow, Vergleichende Untersuchungen. 1872.
I. Sachs, Julius, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern. Botan. Zeitung, 1862, S. 365.
II. Sachs, Julius, Ueber Auflösung und Wiederbildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung. Botan. Zeitung, 1864, S. 289.
III. Sachs, Julius, Handbuch der Experimental-Physiologie.
IV. Sachs, Julius, Ein Beitrag zur Kenntnis der Ernährungsthätigkeit der Blätter. Arbeiten aus dem botan. Institut zu Würzburg, Bd. 3, No. 1. (Referat darüber: Botan. Zeitung, 1884, S. 428.)
V. Sachs, Julius, Ueber die Sphärokrystalle des Inulins und dessen mikroskopische Nachweisung in den Zellen. Botan. Zeitung, 1864, S. 77.
I. Sachse, Robert, Ueber die Stärkeformel und über Stärkebestimmungen. Phytochemische Untersuchungen, Leipzig, Voss, 1880, S. 47.
I. Salomon, F., Die Stärke und ihre Verwandlungen unter dem Einfluss organischer und unorganischer Säuren. Journal für praktische Chemie, (2), 1883, Bd. 28, S. 82.
I. Saposchnikoff, Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Vorläufige Mitteilung. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1890, S. 233.
I. Schär, Ed., Bemerkungen zu der Salzsäurereaktion bei der Prüfung des Arowroot. Archiv der Pharmacie, 1875, Bd. 207, S. 97.
I. Scheibler, C., und Mittelmeier, H., Studien über Stärke, I. Berichte der Deutchen Chemischen Gesellschaft, 1890, S. 3060.
II. Scheibler, C., und Mittelmeier, H., Studien über die Stärke, II. Ueber das Gallisin und dessen Entstehungsweise. Berichte der Deutschen Chemischen Gesellschaft, 1891, S. 301.
III. Scheibler, C., und Mittelmeier, H., Studien über die Stärke, III. Berichte der Deutschen Chemischen Gesellschaft, 1893, S. 2930.
I. Schifferer, Anton, Ueber die nicht krystallisierbaren Produkte der Einwirkung der Diastase auf Stärke. Dissertation, Kiel 1892 (unter Leitung C. J. Lintners).
I. Schimper, A. F. W., Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Botan. Zeitung, 1880, No. 52, 24. Dez., S. 881.
II. Schimper, A. F. W., Erwiderung. Botan. Zeitung, 1883, No. 49.
III. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Pringsheims Jahrbücher f. wissensch. Bot., 1885, Bd. 16, S. 1.
IV. Schimper, Untersuchungen über das Wachstum der Stärkekörner. Botan. Zeitung, 1881, S. 185.
V. Schimper. Sur l'amidon et les leucites. Annales des sciences naturelles, VII. sér.. Botanique, Tom. V, 1887, p. 77.

Digitized by Google

VI. Schimper, Ueber die Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Botan. Zeitung, 1885, S. 738.
I. Schlesinger, A., Zur Kenntnis der diastatischen Wirkung des menschlichen Speichels, nebst einem kurzen Abriss der Geschichte dieses Gegenstandes. Dissertation, Tübingen 1891.
I. Schulze, Fr., Hennebergs Journal für Landwirtschaft, 1862, Neue Folge VII, S. 214. (Mitgeteilt durch Dragendorff in dem Artikel Dragendorff I.)
I. Shimoyama, Beiträge zur Kenntnis des japanischen Klebreises, Mozigome. Dissertation, Strassburg 1886.
I. Solera, L., Esperienze comparative sulla diversa saccarific. di alcuni amidi p. l. diastasi salivare. Pavia 1878.
I. Soxhlet, Die angebliche Verzuckerung der Stärke durch Wasser unter Hochdruck. Zeitschrift für das gesamte Brauwesen, 1881; auch: referiert im Centralblatt für Agrikultur-Chemie, 1881, S. 554.
II. Soxhlet, Das Effront'sche Fluorwasserstoffverfahren in der Branntweinbrennerei. Zeitschrift des Landwirtsch. Vereins in Bayern, Juliheft 1890.
I. Stahl, E., Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Botan. Zeitung, 1880, No. 18.
I. Strasburger, Ed., Ueber den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena, Gustav Fischer, 1882.
I. Sullivan, O'-, Journal Chem. Soc., 1876, 2, p. 133.
I. Trécul, August, Des formations vésiculaires dans les cellules végétales. Annales des sciences naturelles, Botanique, Tom. X, 1858, p. 205.
I. Vines, On ihe Presence of a Diastatic Ferment in Green Leaves. Brit. Assoc. Report, 1891, p. 697; Annales of Botany, 1891, p. 409.
I. Wagner, L. v., Stärkefabrikation. Braunschweig 1886. 2. Aufl.
I. Wiesner, Julius. Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien, Hölder, 1892.
I. Wortmann, Julius, Ueber den Nachweis, das Vorkommen und die Bedeutung des diastatischen Enzyms in den Pflanzen. Botan. Zeitung, 1890, No. 37—41.
I. Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Heft II, 1891. Tübingen, Laupp.
I. Zulkowsky, Verhalten der Stärke gegen Glycerin. Berichte der Deutschen Chemischen Gesellschaft, 1880, S. 1395.

Digitized by Google

Tafel-Erklärung.

Digitized by Google

Tafel 1.

Fig. A bis N. Hordeum distichum L. (15. Juli bis 8. August).
Vergrösserung 600fach.

Fig. A. Umriss des Endosperms; *n* Region, deren Stärkekörner untersucht worden sind.

Fig. B. *a* junge Chromatophoren mit Stärkekörnchen; *b* einzelne Stärkekörnchen.

Fig. C. *a* bis *a''* Chromatophoren mit Stärkekörnchen; *b* durch Zerfall der Chromatophoren isolierte Stärkekörnchen.

Fig. D. Einzelne Stärkekörnchen aus verschiedenen Chromatophoren; *a* und *a'*, *c* und *c'* Körner von der Kante und der Fläche.

Fig. E. Aeltere Stärkekörnchen, *a* bis *c''* isoliert, *e* und *d* im Chromatophor.

Fig. F. *a* und *a'* Chromatophoren mit Stärkekorneinschlüssen; *b* bis *b''* einzelne Stärkekörner, deren Schichten den vorher gezeichneten Jugendstadien der Stärkekörner entsprechen.

Fig. G Stärkekörner gleich alt wie F.

Fig. H. *a* Stärkekorn mit Eindrücken der Kleinkörner, *b* und *b'* fast ausgewachsene Grosskörner, *c β* Umriss des frischen und *c α* Umriss des ausgetrockneten Stärkekornes.

Fig. J. Ungetrocknete Stärkekörner, welche mit Speichel behandelt worden sind.

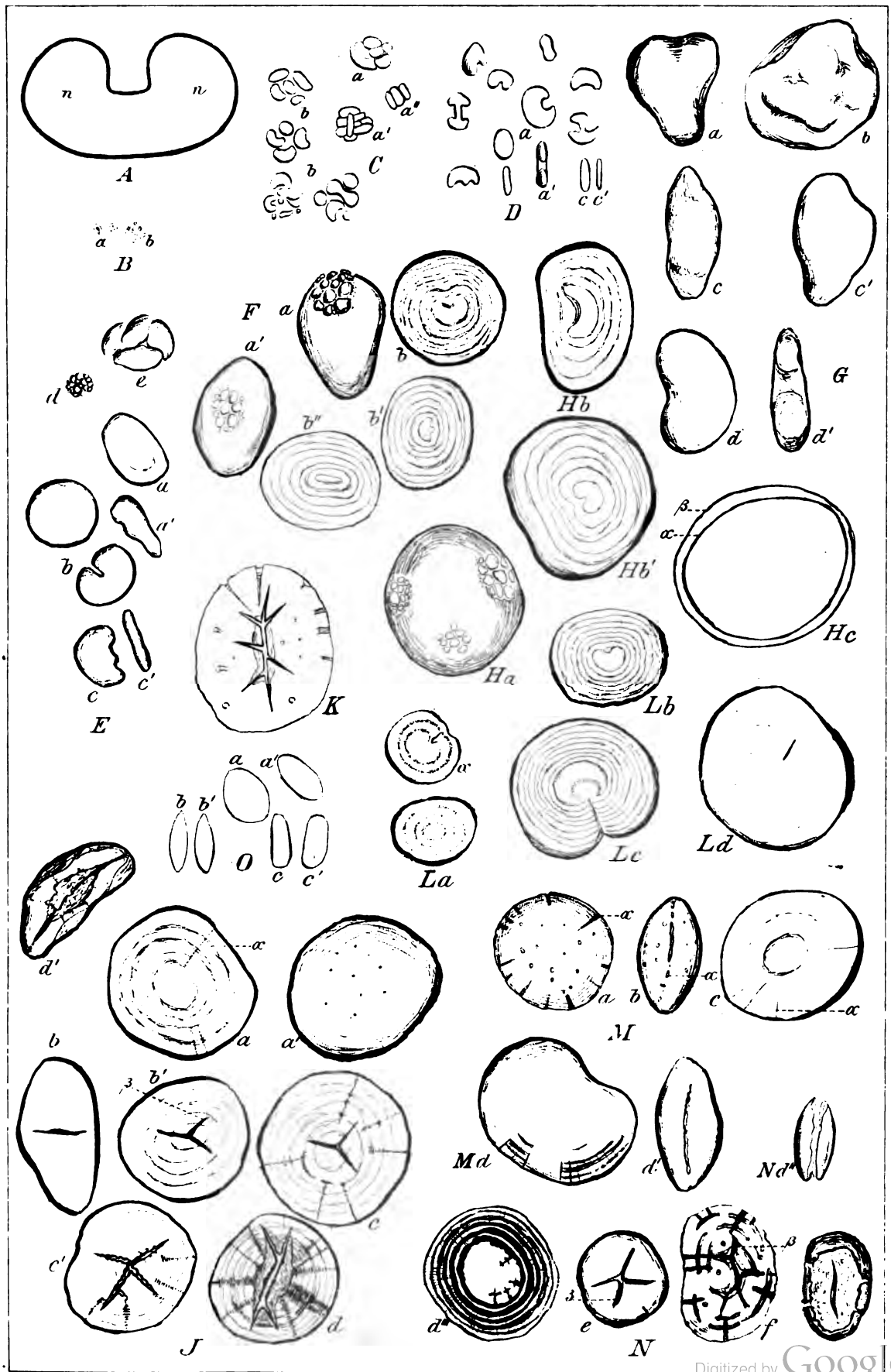
Fig. K. Mit Malzauszug behandeltes Stärkekorn.

Fig. L. *a* bis *d* Entwickelungsstadien der Gerstenstärke mit Berücksichtigung der wechselnden Deutlichkeit der Schichtung.

Fig. M und N. Grosskörner aus keimendem Samen.

Fig. O. Stärkekörner aus dem Endosperm von Bromus.

Digitized by Google



A. Meyer del
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. K. Wesser Jena

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Tafel 2.

Dieffenbachia Seguina Schott.

Ausser Fig. P, Q und T, welche bei 600-facher Vergrösserung gezeichnet wurden, sind alle Figuren bei 900-facher Vergrösserung gezeichnet.

Fig. A. Leukoplast von Hyacinthus orientalis, dessen Stärkekorn vor kurzem gelöst ist. 1200-fach vergr.

Fig. B. Schwach ergrünter, stärkefreier Leukoplast aus einer Speicherschuppe von Hyacinthus. 1200-fach vergr.

Fig. C. Völlig ergrünte, um das Doppelte der früheren Grösse herangewachsene Leukoplasten der Speicherschuppen von Hyacinthus mit in Lösung begriffenen Stärkeeinschlüssen.

Fig. D. Stärkekörner aus den 4 ersten Internodien der untersuchten Pflanze und Chromatophoren der betreffenden Internodien.

Fig. E. Chromatophoren und Stärkekörner aus Internodium 7.

Fig. F. Genau gezeichnetes Stärkekorn aus Internodium 9. Die dunkeln Schichten sind die schwach lichtbrechenden.

Fig. G. Skizze eines Stärkekornes und zweier Chromatophoren aus Internodium 15.

Fig. H. Stärkekorn aus dem 20. Internodium.

Fig. J. Stärkekörner (β nur Basis) aus ein und derselben Zelle; bei α hat sich das Chromatophor in 4 Partieen geteilt. Aus Internodium 17.

Fig. K. Zwei Stärkekörner aus ein und derselben Zelle, um zu zeigen, dass die Teilstücke des Chromatophors bei β kleiner sind als das einfache Chromatophor. Aus Internodium 21.

Fig. L. Zwei Stärkekörner aus einer Zelle, aus Internodium 15.

Fig. M. Ein Stärkekorn, von dessen Chromatophor sich eine kleine Partie abgelöst hat. Internodium 15.

Fig. N. Gebogenes Korn aus Internodium 23.

Fig. O. Korn mit schräger Anlagerung. Dunkele Schichten die schwächer lichtbrechenden. Genau gezeichnet.

Fig. P. Skizze der Stärkekörner einer Zelle aus Internodium 23.

Fig. Q. Ein Stärkekorn aus Internodium 20, bei gleicher Vergrösserung wie Fig. P.

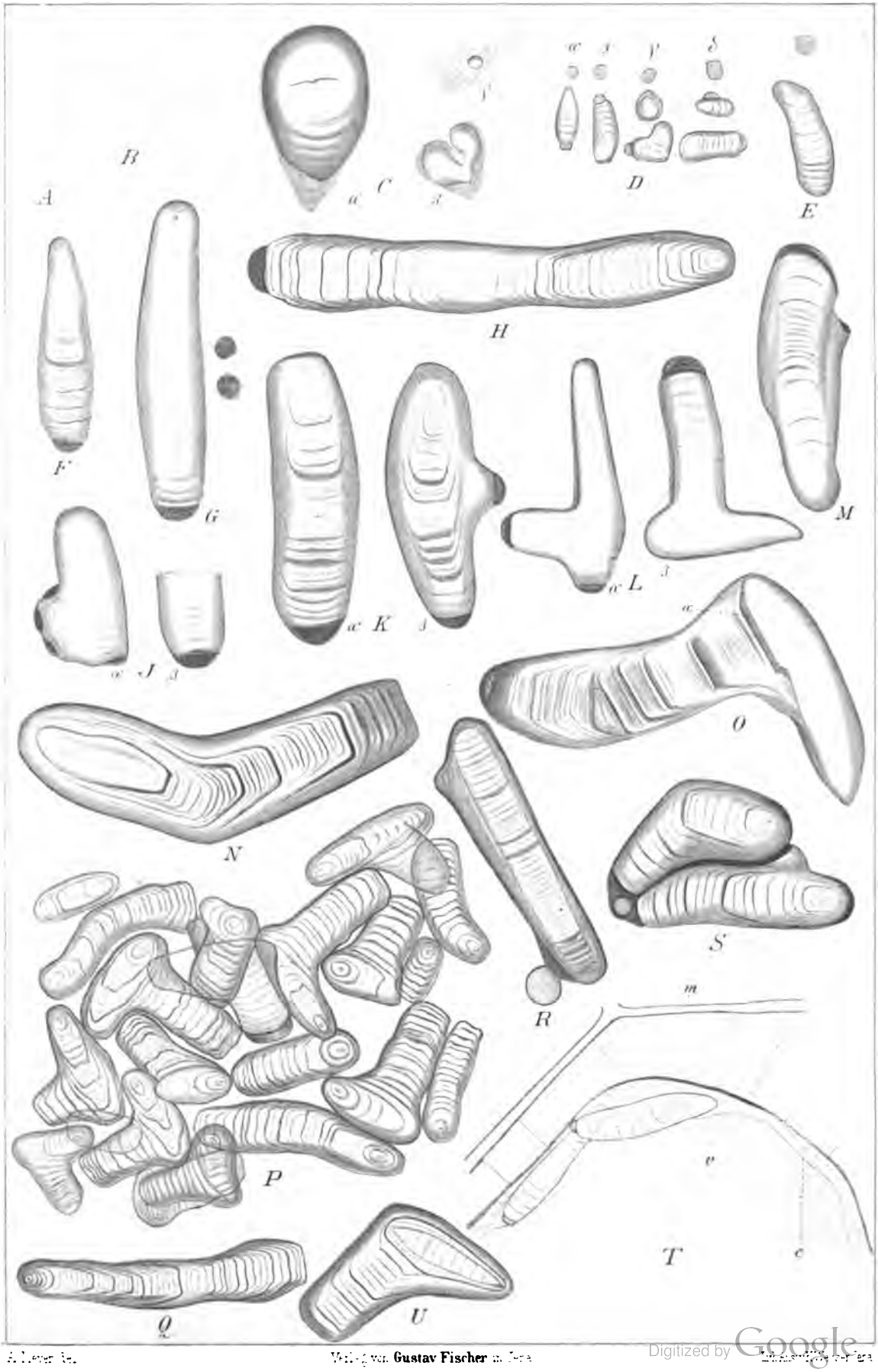
Fig. R. Skizze eines Stärkekornes aus Internodium 33 mit sekundärem Korne neben dem alten.

Fig. S. Drei isoliert in einem Chromatophor wachsende Stärkekörner, die zwei grossen mit gleichartigen Schichten; aus Internodium 20.

Fig. T. Stück des plasmolysierten Cytoplasma-Wandbeleges einer Zelle; *m* Zellwand, *c* Cytoplasma, *v* Vakuole.

Fig. U. Einzelnes Stärkekorn aus Internodium 23.

Digitized by Google



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Tafel 3.

Dieffenbachia Seguina Schott.

Fig. A. Normales, gerades Stärkekorn aus Internodium 17 von Dieffenbachia, vor der Lösung.

Fig. B, C, D. Gleiche Stärkekörner aus Internodium 17, Mitte der Stärkeschicht, in der Pflanze angegriffen.

Fig. E. Unten etwas verdicktes, oben etwas gelöstes Stärkekorn aus der Peripherie der Stärkeschicht des 17. Internodiums, vor der Lösung.

Fig. F, G, H. Gleiche Stärkekörner, nach dem Austreiben der Knospe des Stückes $17\,^1/_2$, 18, $19\,^1/_2$.

Fig. J. Besonders dicke Chloroplastenhülle eines zweihöckerigen Kornes eines alten Internodiums von Dieffenbachia, vor der Lösung, gefärbt mit Altmanns Säurefuchsin.

Fig. K. Stärkekorn und Chloroplast aus Internodium 18, nach der Lösung; gefärbt mit Säurefuchsin.

Fig. L. Stärkekorn aus Internodium 18, welches nach erfolgter kräftiger Lösung wieder von Stärkesubstanz umlagert wurde.

Fig. M, N, O. Stärkekörner aus Internodium 23 mit genau gezeichneten Schichten, vor der Lösung.

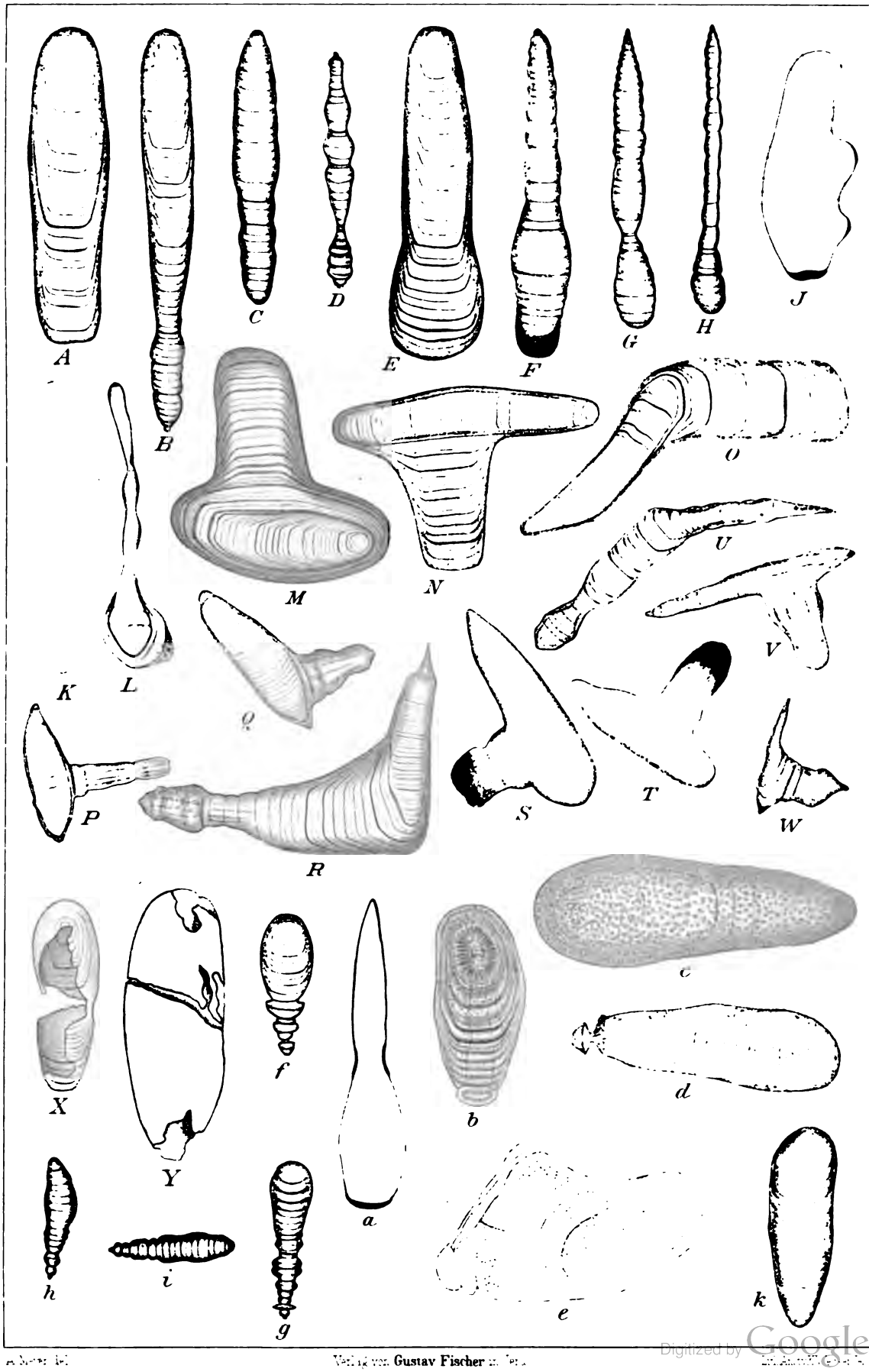
Fig. P, Q, R, U, V, W. Stärkekörner aus Internodium 24, nach der Lösung, mit genau gezeichneten Schichten.

Fig. S, T. Skizzen zweier Körner aus Internodium 24, mit Chloroplasten.

Fig. X, Y. 3 Wochen mit Diastase behandelte Stärkekörner.

Fig. *a*. Rot gefärbte Hülle eines Kornes, nach der Lösung, genau gezeichnet. Fig. *b* bis *k* mit Ptyalinlösung behandelte Stärkekörner von Dieffenbachia.

Digitized by Google



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Tafel 4.

Fig. A bis Z und a bis i Chromatophoren und Stärkekörner von Pellionia Daveauana N. E. Br. 900fach vergrössert.

Fig. A. *a* Stärkekorn; *b* das Chromatophor desselben Kornes, nach Behandlung mit Schwefelsäure.

Fig. B. In schwacher Lösung begriffenes Stärkekorn, mit genau gezeichnetem Chromatophor, Krystalloid und Einbuchtung, welche durch das letztere verursacht ist.

Fig. C. Chloroplast eines älteren, stärkefreien Internodiums.

Fig. D. Chloroplasten mit Stärkekorn aus einem 4 mm langen Internodium.

Fig. E. Dasselbe aus 7 mm langem, schlecht ernährtem Internodium.

Fig. F. Chloroplast mit Stärkekorn aus 1 cm langem Internodium.

Fig. G. Stärkekorn aus einem 1 cm langen Internodium, mit Sublimatalkohol behandelt; Schichten noch geschlossen.

Fig. H. In schwacher Lösung begriffene Stärkekörner mit meist seitlich geöffneten Schichten; aus dem vorletzten Internodium eines Stecklings mit 6 entwickelten Internodien, welcher bei schwacher Beleuchtung gewachsen war.

Fig. J. Stärkekörner aus dem vorletzten Internodium eines Stecklings, welcher gleichmässig und gut ernährt worden war.

Fig. K. Chloroplast aus einem alten Internodium, dessen Stärke eben gelöst worden war.

Fig. L. Mit Sublimatalkohol gehärteter, durch Säurefuchsin gefärbter Chloroplast eines der Fig. F entsprechenden Stärkekornes.

Fig. M. Wie L, aber entsprechend H β.

Fig. N. Wie L, entsprechend J.

Fig. O. Stärkekorn aus einem gut ernährten, relativ jungen Internodium mit Anhäufung der Masse des Chloroplasten an 2 Enden.

Fig. P. Normales Korn aus derselben Zelle, welches neben O lag.

Fig. Q, R, S, T. Stärkekörner mit Chloroplasten aus 1—2 mm langen Internodien gut ernährter Stecklinge.

Fig. U. Grosses Stärkekorn aus der Basis eines 6 Internodien langen Stecklings, welches neben der Durchbruchstelle einer Wurzel lag und deshalb zur Rissbildung veranlasst worden war; alle Stärkekörner dieser Region des Sprosses besassen Risse, bei Stärkekörnern keiner anderen Region kamen sie vor.

Fig. V, W. Chromatophoren mit 2 Stärkekörnern aus den jüngsten, 1—2 mm langen Internodien eines gut ernährten Stecklings, von der breiten Seite gesehen.

Fig. Y. Ein gleiches Chromatophor von oben gesehen.

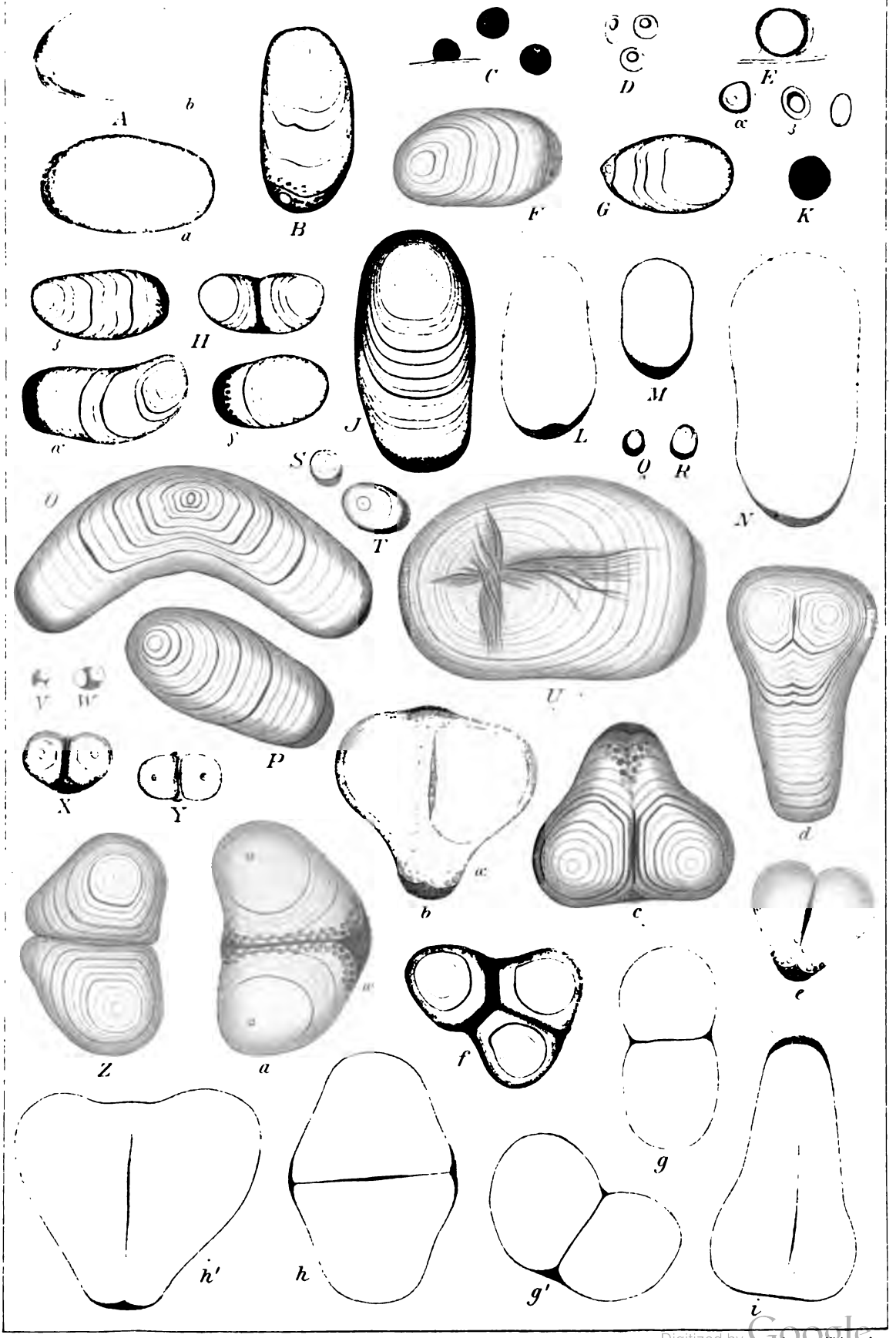
Fig. Z. Aeltere diadelphische Körner ohne Chromatophor.

Fig. a, b, c, d, e. Exzentrische diarche Stärkekörner in verschiedenen Stadien der Entwickelung.

Fig. f. Chromatophor mit 3 Stärkekörnern.

Fig. g, g', h, h', i. Gefärbte Chromatophoren diadelphischer und diarcher Stärkekörner.

Digitized by Google



A. Meyer del. Verlag von Gustav Fischer in Jena

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Tafel 5.

Fig. a bis y Teile von Pellionia Daveauana N. E. Br. Mit Ausnahme von Fig. v sind alle Figuren 900-fach vergrössert.

Fig. a, b, c. Stärkekörner eines Stecklings, welcher zur Lösung der Stärkekörner veranlasst werden sollte.

Fig. d, e, f. In Lösung begriffene Stärkekörner des Stecklings.

Fig. g, h, i, k, l, n. Gleiche Stärkekörner mit Chromatophoren.

Fig. m. Stärkefreier Chloroplast aus dem Steckling.

Fig. o. Stärkekorn mit Chloroplastenhülle, mit konzentrierter Schwefelsäure behandelt; α, β, γ, δ die Umrisse der successiven Lösungsstadien.

Fig. p, p′, q, q′. Gefärbte Chloroplasten von Stärkekörnern, welche den Körnern b, k, h ungefähr entsprechen.

Fig. r. Stärkefreier Chloroplast gefärbt.

Fig. s, s′, t, u. Stärkekörner aus einer Versuchspflanze. s Stärkekorn nach energischer Lösung, s′ bei Beginn der Anlagerung von Stärkesubstanz, t und u nach Anlagerung von 9 Schichten infolge 9-tägiger Assimilation.

Fig. v. Steckling von Pellionia.

Fig. w, w′, x, x′, x″. Stärkekörner aus einer ähnlichen Versuchspflanze.

Fig. y. Stärkekorn mit dichtem Zentrum, aus derselben Versuchspflanze.

Fig. A bis D β Stärkekörner aus Cyrtodeira cupreata Hanst. Alle Figuren 900-fach vergrössert.

Fig. A. Chromatophoren aus Internodium 2.

Fig. B. Chromatophor mit Stärkeeinschluss aus Internodium 3.

Fig. C und C′. Chromatophoren mit Stärkekörnern aus Internodium 4.; *c* Cytoplasma, welches durch Plasmolyse kontrahiert wurde.

Fig. D und D′. Stärkekörner aus Internodium 5.

Fig. E bis H für Haemaria discolor Lindl.; E und F 1000-fach, G und H 750-fach vergrössert.

Fig. E und F. Chloroplasten mit polyadelphischen Stärkekörnern und unregelmässig verteilter Masse des Chloroplasten.

Fig. G. Stärkekörnchen aus den Chromatophoren (siehe Berichte der Deutschen Botanischen Ges., 1886, S. 342).

Fig. H. Leukoplast, welcher mit zahlreichen Stärkekörnchen gefüllt und eigentümlich eingeschnürt ist.

Fig. J. Rhizomstück von Dentaria digitata.

Fig. K. Körner aus Schuppe *m* des abgebildeten Rhizomes von Dentaria.

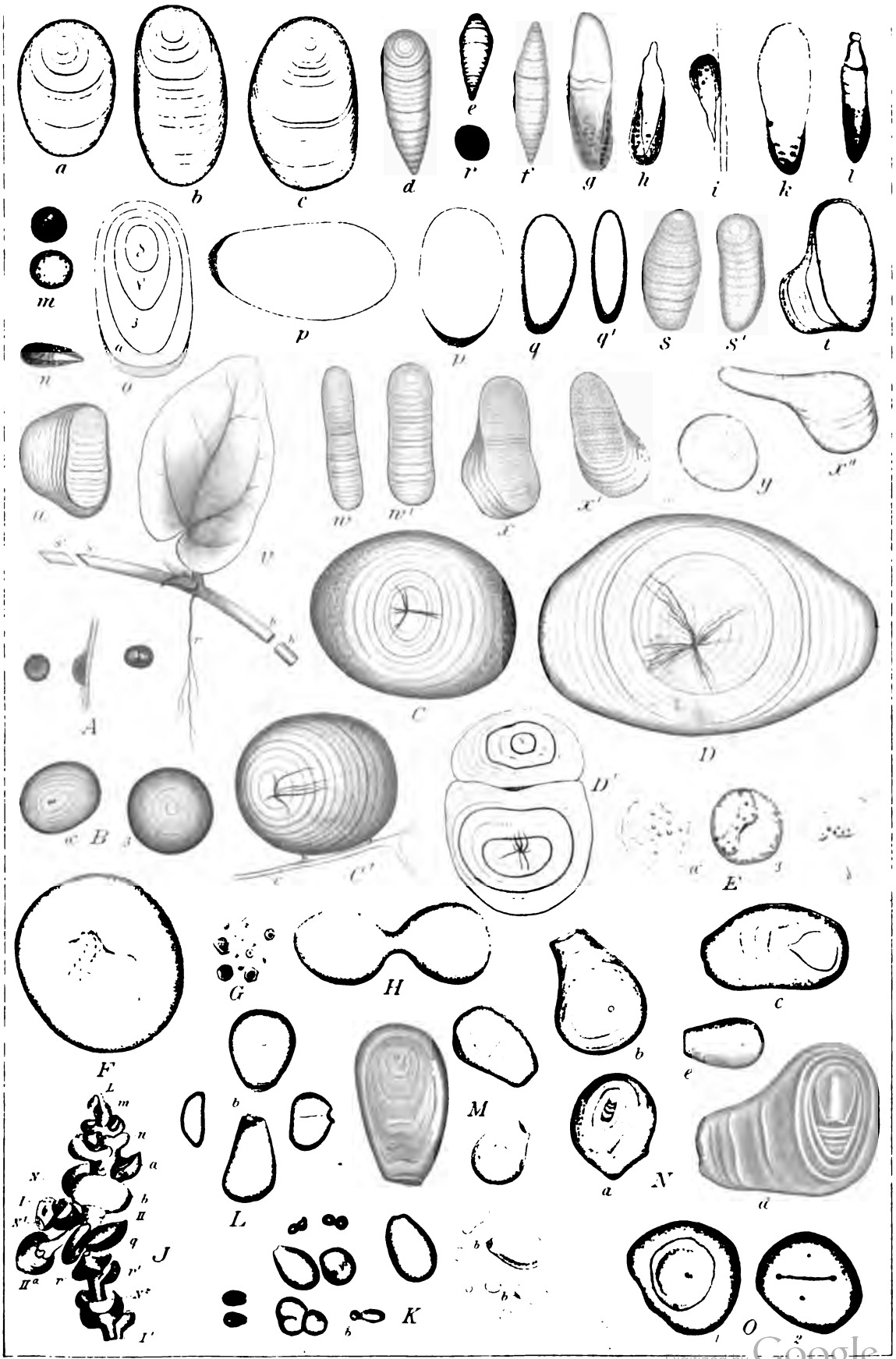
Fig. L. Körner aus Schuppe *n*.

Fig. M. Körner aus Schuppe *b*.

Fig. N. Körner aus Schuppe N^2.

Fig. O. *1* und *2* diarches Stärkekorn von Cyrtodeira mit weiter Berührungsspalte, dessen Flächen etwas gestreift sind. Die Spalte schloss sich in Glycerin nicht.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Tafel 6.

Hyacinthus orientalis L.

Fig. a. Sprossschema einer Hyacinthenzwiebel im Julistadium.

Fig. b. Laubblattanlage *IV* l^6.

Fig. c. Zelle aus der Basis von *IV* l^6.

Fig. d. Stärkekörnchen aus der Basis von *IV* l^6, Juli des 1. Jahres; *d* α Stärkekörnchen aus demselben Gewebe im Januar des 2. Jahres.

Fig. e. Der untere Teil eines Laubblattes, welches dem weiter entwickelten Blatte *IV* l^6 entspricht, an der Zwiebel sitzend; β verdickte Basis des Blattes; im Mai des 2. Kalenderjahres der Entwickelungsgeschichte des Blattes.

Fig. f. Stärkekörner im Mai des 2. Jahres.

Fig. g. Laubblattbasen der Zwiebel, im Juli des 2 Jahres.

Fig. h. Stärkekörner der Laubblattbasis, im Juli des 2. Jahres.

Fig. i. Querschnitt der Laubblattbasis, im Juli des 2. Jahres.

Fig. k. Stärkekörner der Laubblattbasis, Ende Januar des 3. Jahres.

Fig. l. Bis auf die Laubblattbasis *II* b^7 geschälte Zwiebel, Ende April des 3. Jahres.

Fig. m. Stärkekörner Ende April des 3. Jahres.

Fig. n. Laubblattbasis, Juli des 3. Jahres.

Fig. o. Stärkekörner, Juli des 3. Jahres.

Fig. p. Stärkekörner, Juli des 4. Jahres.

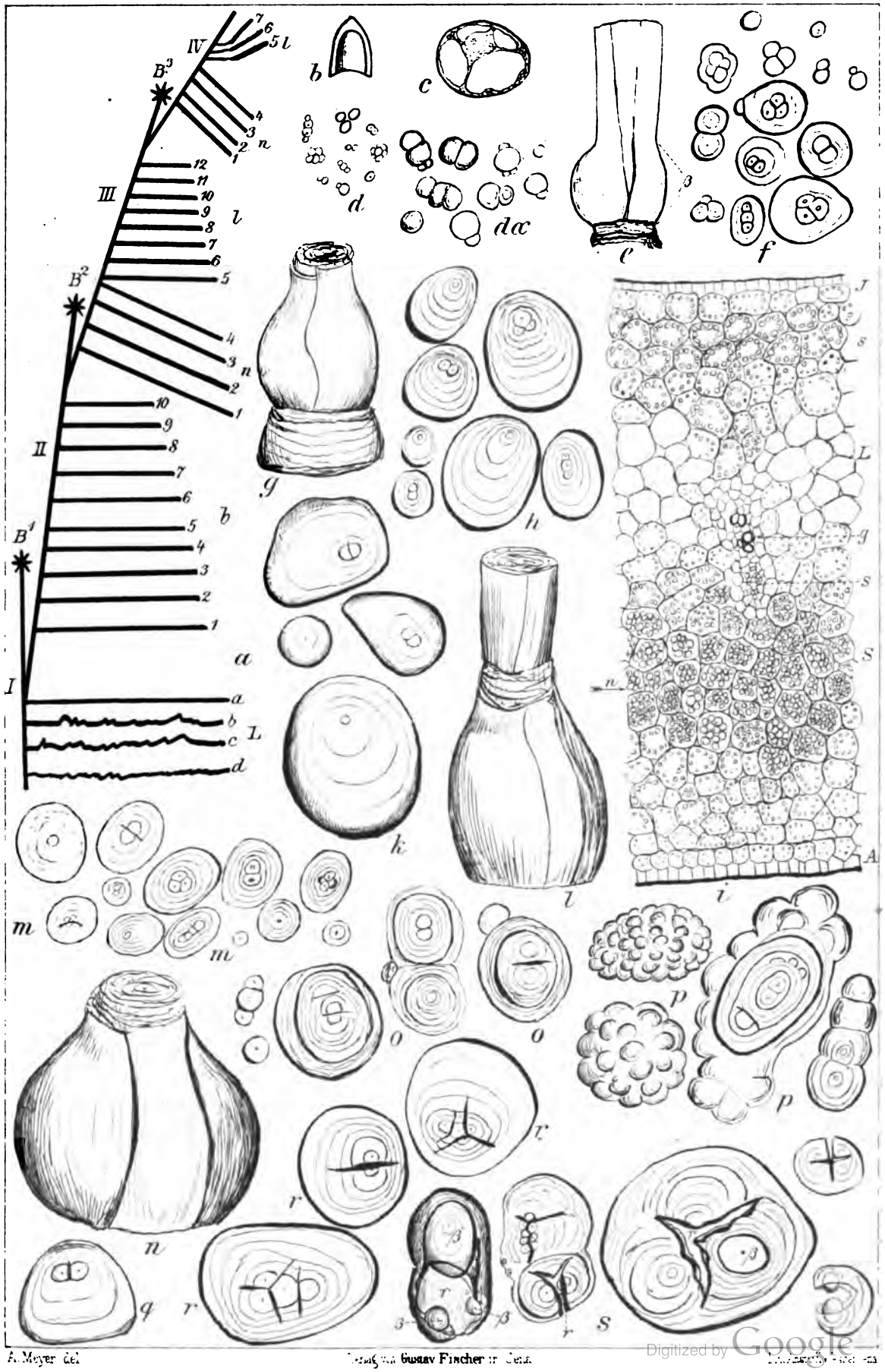
Fig. q. Stärkekorn mit Berührungsspalte aus Region *III* des Schemas.

Fig. r. Stärkekörner mit weiter gerissenen Berührungsspalten aus Region *II* des Schemas.

Fig. s. Stärkekörner aus einer Speicherschuppe welche an der Zwiebel die äusserste noch stärkeführende war und zur Region *II* des Schemas gehörte. q, r und s im Dezember untersucht.

Die Stärkekörner von Fig. d bis Fig. o sind 500-fach vergrössert dargestellt, die Fig. p bis r sind stärker vergrössert.

Digitized by Google



A. Meyer del. Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Tafel 7.

Fig. A—J. Stärkekörner aus äusseren Speicherschuppen einer Hyacinthe, im November entnommen, 900-fach vergrössert.

Fig. A. Bei hoher Einstellung gezeichnetes diarches Stärkekorn mit Berührungsspalte und relativ dichtem Einschlusse.

Eig. B. Stärkekorn mit Berührungsspalte und centralen Rissen, gezeichnet nach einem in der intakten Zelle liegenden Korne, mit genauer Wiedergabe der Schichtung; Einschluss relativ stark lichtbrechend, wie bei A.

Fig. C, D, E, F. Lösungsstadien von Stärkekörnern, welche den in Fig. A und B gezeichneten Stärkekörnern ähnlich gebaut waren.

Fig. G und H. Kompliziert gebaute, polyarche Stärkekörner im Lösungszustande.

Fig. J. Lösungszustand eines Stärkekornes, welches einen weniger dichten Einschluss besass.

Fig. L. Stärkekorn von Cyrtodeira mit einem relativ weiten zentralen Rissysteme, welches vielleicht durch Fermentwirkung erweitert worden ist. Vergrösserung 900-fach.

Fig. M und N. Ein ähnliches Stärkekorn von Cyrtodeira mit 2 sich rechtwinkelig durchkreuzenden Spalten, nach fortgeschrittener Lösung. Ein Riss ist geöffnet. In Glycerin liegend. M ist bei tiefer, N bei höherer Einstellung gezeichnet. Vergrösserung 900-fach.

Fig. O. Weiter fortgeschrittene Lösungsstadien der Stärkekörner von Cyrtodeira mit 2 sich kreuzenden zentralen Rissen.

Fig. P. Lösungserscheinungen der am wenigsten angegriffenen Maisstärkekörner, welche aus dem noch unreifen, ungetrockneten Endosperm herausgenommen und in Malzauszug gelegt worden waren; 1 nach 4-tägiger, 2 nach 9-tägiger, 3 und 4 nach 13-tägiger, 5 nach 16-tägiger, 6 und 7 nach 20-tägiger Einwirkung des bakterienfreien, mit Chloroform versetzten Fermentes.

Fig. T und U. Mit Speichel bei 40°, unter Ausschluss der Bakterien, behandelte, vorher getrocknete Stärkekörner der Kartoffelknolle.

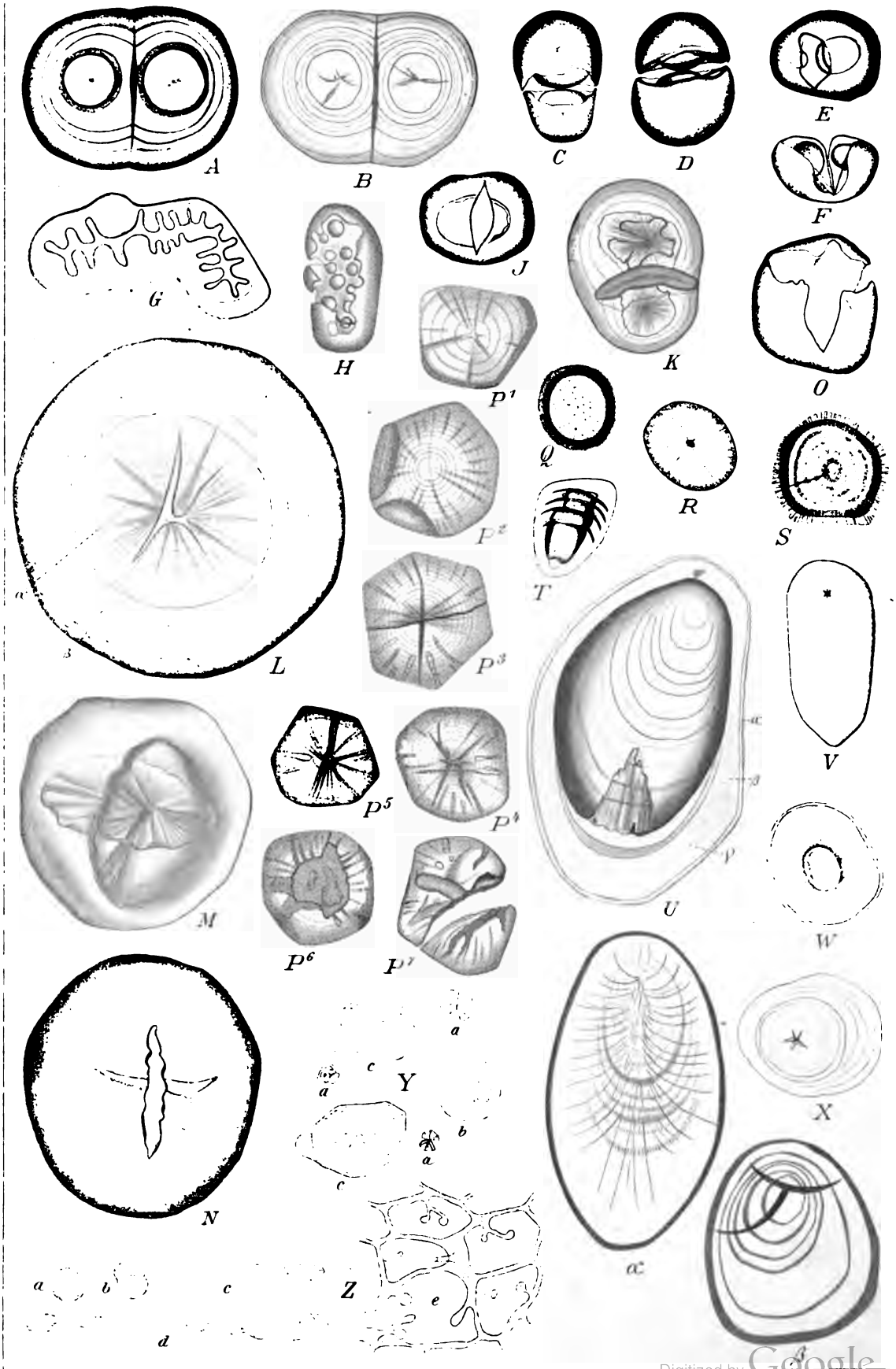
Fig. V, W, X. α-Amylose-Skelette aus Arowroot, welche nach 10-stündiger Behandlung mit auf 80° C erwärmter 1,56-proz. Salzsäure zurückblieben. 1200-fach vergrössert.

Fig. Y a, b, c. α-Amylose-Skelette aus Maisstärke, in gleicher Weise wie die in V, W, X abgebildeten Skelette erhalten. 1200-fach vergrössert.

Fig. α. Mit wasserfreiem Glycerin durchtränktes Stärkekorn, welches in Wasser eingelegt worden ist.

Fig. β. In absolutem Alkohol rissig gewordenes Stärkekorn.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Tafel 8.

Fig. A. Ein Amylodextrinskelett, erhalten durch 5-jährige Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure in der Kälte, war 8 Tage lang mit Speichel bei 40° behandelt worden. Die äusserste, dichteste Schicht des Kornes war kaum angegriffen, während peripherische Schichten, die nach innen zu folgten, völlig gelöst, die zentralen Partieen in allen Schichten als äusserst zarte Masse erhalten waren. 900-fach vergr.

Fig. B. An α-Amylose reiches Arowroot-Stärkekorn, nach dem Verquellen bei 76° und nach minutenlangem Behandeln mit kaltem Speichel.

Fig. C. Normales (blaues) Stärkekorn von Sorghum vulgare mit Wasser auf 68° erwärmt. 750-fach vergr.

Fig. D. Successive Quellungsstadien (*a*, *b*, *c*, *d*) eines in Calciumnitratlösung quellenden blauen Stärkekornes von Sorghum vulgare. 540-fach vergr.

Fig. E. Stärkekorn aus dem Endosperm von Sorghum vulgare glutinosum, schwach durch Jodjodkalium gefärbt.

Fig. F. Ein gleiches Stärkekorn, in Wasser gequollen.

Fig. G. Ein gleiches Stärkekorn, in Calciumnitratlösung gequollen.

Fig. H. Stück eines mit verdünnter Säure kurze Zeit behandelten Stärkekornes der Kartoffel, in Wasser gequollen. Die Schichten verschiedener Dichte sind sichtbar. 900-fach vergr.

Fig. J. Längere Zeit mit verdünnten Säuren behandeltes Stärkekorn der Kartoffel, mit durch Druck gebrochenen äusseren Schichten, welche sich frei abheben.

Fig. K. Skelett aus mit Säure lange Zeit behandelten Stärkekörnern der Kartoffel, durch Auskochen hergestellt. *h* völlig gelöste Schichten.

Fig. L. Zerbrochenes Stärkekorn der Frucht des Klebsorghum.

Fig. M. In Lösung begriffenes Stärkekorn einer Kartoffelfrucht, mit dem Randschatten gezeichnet.

Fig. N. In Lösung begriffenes Stärkekorn einer Kartoffelfrucht, welches besonders dicke, schwach lichtbrechende Schichten erkennen lässt.

Fig. O. Stück aus der Schichtung eines Stärkekornes der Kartoffelfrucht, bei hoher Einstellung gezeichnet.

Fig. P, Q, R, S. Skizzen von 4 successiven Quellungsstadien eines Stärkekornes von Canna. Quellung in S halb vollendet; *h* Hohlraum; α, β 2 grobe Schichten des Kornes. Nur die gröbsten Schichten des Kornes sind angedeutet.

Fig. T. Sphärokrystallscheibchen von Amylodextrin, aus roher Lösung krystallisiert; *o* von oben, *s* von der Seite, *t* zwischen den gekreuzten Nicols.

Fig. U. Calciumoxalat-Krystallgruppe (nach Kohl I, Fig. 35, Taf. 1).

Fig. V. Sphärokrystalle von reinem Amylodextrin; *a* homogen, nur mit schwacher Schichtung; *b* deutlich aus annähernd radial gestellten, nadelförmigen Krystallen bestehend. 600-fach vergr.

Fig. W. Sphärokrystall von Eisenchlorid, halbiert; natürliche Grösse.

Fig. X. Sphärokrystall von Eisenchlorid, Tangentialschnitt.

Fig. Y. Sphärokrystall von Amylodextrin, mit deutlichen Trichitenbündeln.

Fig. Z. Optische Erscheinung, welche ein Sphärokrystall des Amylodextrins zwischen den Nicols zeigt. *H* Haupsschnitt des Polarisators.

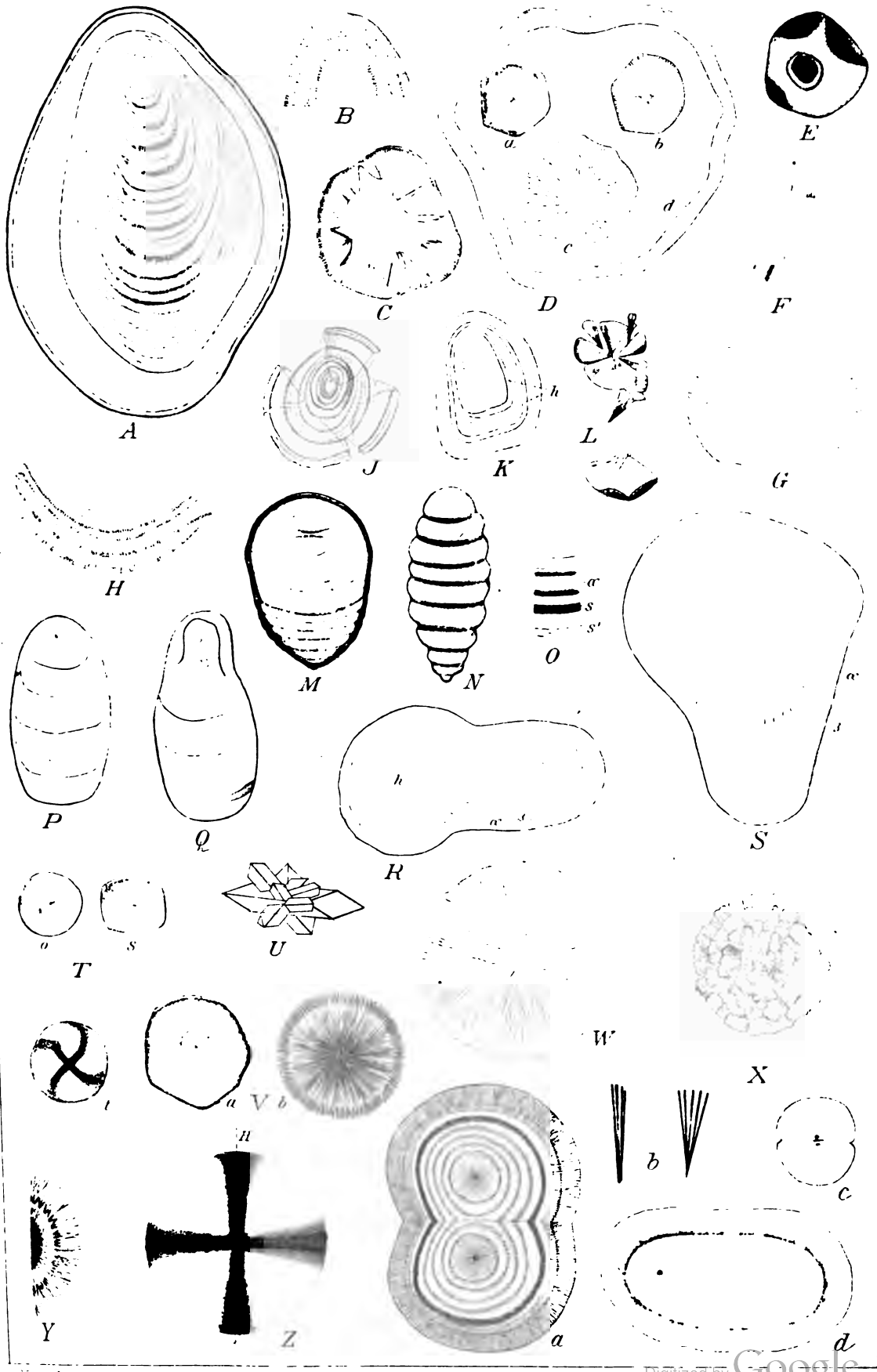
Fig. a. Sphärokrystall des Amylodextrins; 2 miteinander verwachsene, gleichsinnig geschichte Körner; mit wasserfreiem Glycerin etwas erwärmt. 900-fach vergr.

Fig. b. Trichite aus einem grobtrichitischen Sphärokrystalle des Amylodextrins. 900-fach vergr.

Fig. c. Sphärokrystall von Eisenchlorid, natürliche Grösse.

Fig. d. Ein feuchtes, in Glycerin eingelegtes Stärkekorn, bei tiefer Einstellung; die von Glycerin schon durchtränkte Partie erscheint dunkler.

Digitized by Google



Gustav Fischer in Jena

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Tafel 9.

Stärkekörner und Chloroplasten aus den oberirdischen Achsen einer Pflanze von Oxalis Ortgiesi Rgl.

Chromatophoren und Stärkekörner aus Achse *C* des Schemas.

Fig. A. Chromatophoren mit Einschluss von Stärke und einschlussfrei, aus Internodium 2. Vergrösserung 900-fach.

Fig. B. Chromatophor mit Stärkekorn aus einer Stärkezelle des Internodiums 4. 900-fach vergr.

Fig. C. Chloroplast aus Internodium 7 mit Stärkeeinschluss. 900-fach vergr.

Fig. D. Chloroplast aus Internodium 7 mit grösserem Stärkeeinschluss; *d* dichter Kern, *l* lockerere Schicht. 900-fach vergr.

Fig. E. Chromatophoren aus Internodium 16, mit Stärkeeinschluss. 900-fach vergr.

Fig. F a, b, c. Grösste Stärkekörner aus Internodium 16. 900-fach vergr.

Chromatophoren und Stärkekörner aus Achse *B* des Schemas.

Fig. G. Grösseres Stärkekorn mit Chloroplastenhülle aus Internodium 3 der Achse *B*. 900-fach vergr.

Fig. H a und H b. Stärkekörner aus Internodium 3, mit sekundären, kolbenförmigen Anlagerungen. 600-fach vergr.

Fig. J. Stärkekorn mit Chloroplastenhülle in dem durch Plasmolyse abgehobenen Cytoplasma-Wandbelege. 600-fach vergr.

Chromatophoren und Stärkekörner aus der Achse *A*.

Fig. K. Stärkekorn, welches dadurch entstanden ist, dass ein Korn von etwas breiterer Form als Fig. G stark angegriffen worden ist, dass dann auf seine Enden durch die dort zusammengezogenen Hauptmassen der Chloroplasten neue Schichten kolbenförmig aufgelagert wurden. 600-fach vergr.

Fig. L. Stark angegriffene, kleine Stärkekörner der Form F b. 600-fach vergr.

Fig. M. Stark angegriffenes Korn der Form G, an dessen Basis sich die Hauptmasse des Chloroplasten gesammelt hat, wodurch ein Wulst von Stärke gebildet wurde. 600-fach vergr.

Fig. N. Stärkekorn zwischen K und M stehend. 600-fach verg.

Fig. O. Stark angegriffenes Korn mit basalem Wulste, entsprechend H b.

Fig. P a—c. Schema für die Entstehung der Stärkekornform G.

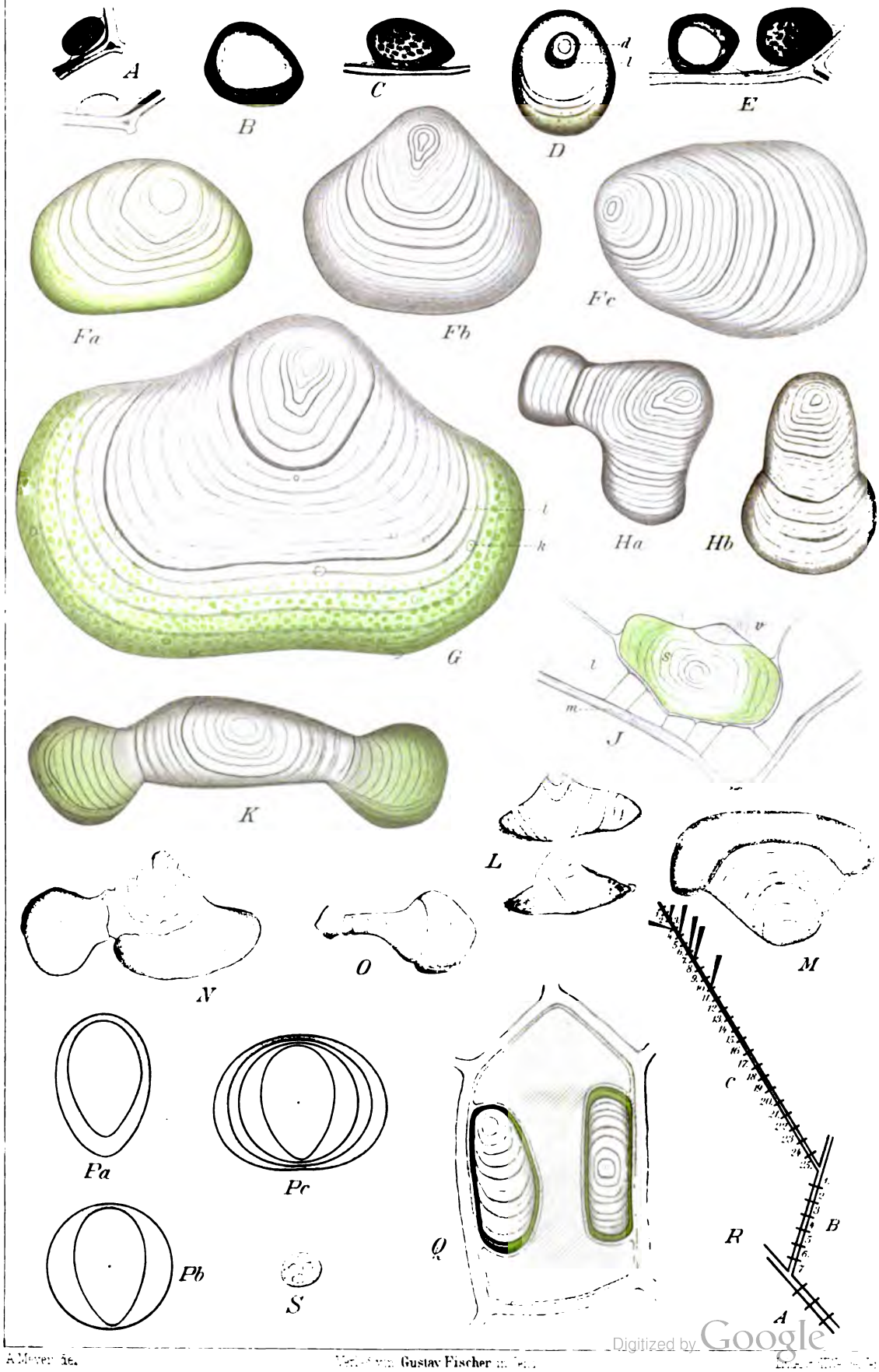
Fig. Q. Schema für die Lage der Stärkekörner in der Zelle.

Fig. R. Sprossschema der untersuchten Achsen.

Fig. S. Chloroplast mit 3 Stärkekörnern aus einer Pallisadenzelle des Laubblattes.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1887

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google